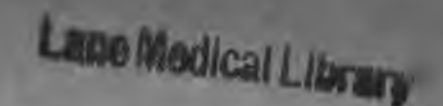
Die Entwicklung ... des Schädels von Ichthyophis glutinosus.

Peter, K.



Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung

des

Schädels von Ichthyophis glutinosus.

Der hohen medizinischen Fakultät

der

Königl. Universität zu Breslau

behufs seiner

Habilitation als Privatdozent

vorgelegt und

den 7. März Mittags ½12 Uhr

öffentlich vertheidigt

von

Dr. Karl Peter

Assistent am anatom. Institut.

Opponenten:

Dr. F. Rosen, Privatdozent für Botanik, Assistent am pflanzenphysiolog. Institut.

Dr. H. Stahr, Assistent am anatomischen Institut.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1898.

Sonderdruck aus Morphol. Jahrbuch. XXV. Bd. 4. Heft.

Herrn Professor Dr. C. Hasse

Geheimem Medizinalrath

in dankbarer Verehrung.

Der Schädel der *Gymnophionen* hat von jeher die Aufmerksamkeit der vergleichenden Anatomen auf sich gezogen, hauptsächlich in Folge seiner festen, vom Amphibientypus scheinbar so abweichenden Bauart. Man suchte zwar die Kopfknochen denen der Urodelen zu homologisiren, stieß dabei aber, da nur erwachsene Thiere untersucht wurden, auf mancherlei Schwierigkeiten. So kommt es, dass selbst die neuesten Bearbeitungen des Kopfskelets der Blindwühlen, wie sie WIEDERSHEIM in seiner »Anatomie der Gymnophionen« von verschiedenen Arten und die Vettern SARASIN in ihrem prächtigen Werke »Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon« von *Ichthyophis glutinosus* gaben, trotz ihrer Genauigkeit doch noch einige Punkte nicht sicher zu stellen vermochten, die nur auf Grund der Entwicklungsgeschichte des Kopfes erklärt werden können. Es versprach also die Erforschung der Ontogenese des Blindwühlenschädels interessante Aufschlüsse. Ich verdanke es der entgegenkommenden Liebenswürdigkeit der Herren SARASIN, dass ich in den Stand gesetzt wurde, Embryonen und Larven von Ichthyophis glutinosus zu untersuchen. Die Herren stellten mir eine reiche Auswahl ihres kostbaren Materials zur Verfügung; es sei ihnen dafür auch hier der herzlichste Dank dargebracht.

Material und Methode.

Zur Untersuchung lagen mir folgende Stadien vor:

I. Embryonen.

A. Embryo mit großem, noch nicht gewundenen Dotter und kurzen Kiemen, etwa gleich Fig. 38 Taf. IV des SARASIN-schen Werkes.

B., C., D. ziemlich gleichen Stadiums wie Fig. 43 Taf. V, mit gedrehtem Dotter und langen Kiemen.

E. Embryo mit deutlicher Ringelung, gleich Taf. V Fig. 46.

II. Larven in verschiedenen Größen. Drei — willkürlich gewählte — Stadien wurden unterschieden.

A. Länge 8,8 cm. Keine Andeutung des Seitenstreifs.

B. Länge 10 cm. Seitenstreif undeutlich, Kiemenloch beiderseits offen.

C. Länge 16 cm. Seitenstreif deutlich, Kiemenloch geschlossen. Tentakel vom Auge entfernt, Flossensaum geschwunden.

Das Material, welches in Chromsäure fixirt war, wurde aus dem 80%igen Alkohol in allmählich verstärkten Spiritus gebracht; in 96%igem wurde durch Zusatz von 20%iger koncentrirter Salpetersäure nach THOMA entkalkt. Die Embryonen blieben drei Tage in dieser Flüssigkeit, während der schon stark verknöcherte Kopf der Larven fast eine Woche zur Entkalkung nöthig hatte. Darauf wurden die Objekte in 96%igem Alkohol, der über einer Schicht von kohlensaurem Kalk stand, in zwei bis drei Tagen entsäuert. Für die älteren Larven und ausgewachsenen Thiere erwies sich diese Methode jedoch als nicht zureichend; hier leistete mir die Phloroglucinmethode nach v. KAHLDEN gute Dienste.

Die Färbung erfolgte mittels DELAFIELD'schem Hämatoxylin (Stückfärbung) und mit saurer Orangelösung (auf dem Objektträger). Die für Nervenuntersuchungen bestimmten Larven wurden nach der von v. PLESSEN und RABINOVICZ angegebenen Modifikation der KULTSCHITZKY'schen Markscheidenfärbung behandelt. Entfernen der Linse, welche bei Tritonen ein Schnitthindernis darstellt, erwies sich hier nicht als nothwendig, da das rudimentäre Organ dem Messer keinen Widerstand bot.

Eingebettet wurde, wenn möglich, in Paraffin. Nur die ältesten Larven und ausgewachsenen Exemplare, deren Knochen selbst entkalkt im heißen Paraffin zu hart wurden, um sich schneiden zu

lassen, schloss ich nach den Vorschriften von APATHY (Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie und mikrosk. Technik. Bd. VI. 1889) in Celloidin ein; so ließen sich noch lückenlose Serien von 30 bis 40 μ Dicke erzielen. An den Paraffinblöcken wurden, um nach den 15—20 μ dicken Serien Rekonstruktion mittels BORN'scher Methode zu ermöglichen, Definirebenen in bekannter Weise angebracht.

Herr Professor BORN, der mir während der ganzen Arbeit stets mit Rath und That hilfreich zur Seite stand, wofür ich ihm herzlichst danke, hat dem Anstreichen der Ebene besondere Aufmerksamkeit gewidmet, und wir haben als zweckmäßigstes Mittel dafür folgende Mischung gefunden:

10 Tropfen MAYER'sche Klebmasse aus frischem Hühnereiweiß wurden mit
1 Tropfen 1 %iger Essigsäure und
Neutralschwarz (Temperafarbe, in Tuben) so viel, dass die Mischung dünnflüssige Konsistenz behält,

in einem Porzellanschälchen gut verrieben und mittels weichen Pinsels in dünner Schicht auf Definirebene und deren Ritzen aufgetragen.

Der Block wird alsdann etwa $^1/_4$ Stunde auf den Wärmeschrank gestellt, damit die Farbe etwas antrocknet, hierauf in absoluten Alkohol getaucht, der das Eiweiß fällt und das Glycerin auszieht, und dann wiederum 15 Minuten trocknen gelassen. Da bei dieser Procedur die Schwärze nicht am Paraffin haften blieb, wurde die Fläche noch vorsichtig mit Schellackfixativ bestrichen. Nach nochmaligem gründlichen Trocknen (15 Minuten auf dem Wärmeschrank) taucht man den Block mehrmals, aber nur für Momente, in Paraffin, das auf ungefähr 75° erhitzt ist, so dass sich noch eine feste Paraffinschicht um die Ebene legt. Bei so behandelten Objekten bröckelte die Farbe beim Schneiden nie ab. Natürlich darf man den Block nicht lange im heißen Paraffin lassen, da sonst die Farbschicht abschmilzt. Ein ausgiebiges Trocknen vorher auf dem Wärmeschrank scheint das Ankleben der Schwärze günstig zu beeinflussen.

Unsere Arbeit zerfällt in drei ungleich große Abschnitte: der erste beschäftigt sich speciell mit der Entwicklung des Blindwühlenschädels und dem morphologischen Werth seiner Bestandtheile; — im zweiten Theil wird die biologische Bedeutung des Kopfskelettes der Gymnophionen und zum Vergleiche der Kopf zweier ebenfalls grabenden Reptiliengruppen, der Amphisbänen und Typhlopiden, einer näheren Besprechung gewürdigt werden; — endlich wird sich drittens, hauptsächlich auf Grund obiger Untersuchungen, anhangsweise eine

allgemeine Betrachtung über Wesen und Wirkungsweise der Konvergenz anschließen.

Den ersten Abschnitt glaube ich trotz der Gefahr unvermeidlicher Wiederholungen vom zweiten trennen zu können, da sich mir so die Möglichkeit bot, die interessanten Eigenheiten, die sich im ersten Theil ergaben, im Zusammenhang auf ihre physiologische Ursache hin zu behandeln.

Erster Abschnitt.

Die Entwicklung des Blindwühlenschädels.

Wir können hier gleich wieder zwei Unterabtheilungen bilden, indem wir gesondert

1) Bau und Entwicklung des knorpeligen Primordialcraniums, und
2) die Entstehung des knöchernen Schädels besprechen, wobei auch auf ein interessantes Verhalten der Occipitalnerven Rücksicht genommen werden wird.

I. Das Primordialcranium von Ichthyophis glutinosus.

Das Primordialcranium von Ichthyophis zeigt sich — um dies gleich vorauszunehmen — in den verschiedenen Stadien seiner Entwicklung sehr gleichförmig. Es macht mit Ausnahme der Ethmoidalregion keine beträchtlichen Veränderungen durch; die vorknorpelige Anlage wandelt sich einfach in echten Knorpel um, ohne diesem eine weitere Ausbreitung zu gestatten. Es liegen daher auch bei unserem frühesten Stadium die Verhältnisse im Großen und Ganzen wie bei späteren Embryonen, und wir können uns zur Orientirung gut des Modells bedienen, das nach dem Embryo *I D* aufgebaut ist. Hierbei wurde nur der Knorpel modellirt, der an den meisten Stellen bereits entwickelte Knochen aber nicht berücksichtigt. In der Nasengegend ist auch die vorknorpelige Anlage mitgezeichnet worden, wodurch freilich ein subjektives Moment in die Rekonstruktion eindringen musste, da wir alle Übergänge von zellreichem Bindegewebe zu echtem Knorpel antreffen.

Über das Primordialcranium der Gymnophionen finden sich noch nirgends Angaben, da es allein an Larven studirt werden konnte. Die einschlägige Litteratur der übrigen Amphibien, Urodelen wie Anuren, ist in Gaupp's (1893) ausführlicher Arbeit »Primordial-

cranium und Kieferbogen von Rana fusca« genau angeführt und besprochen, so dass ich davon völlig Abstand nehmen kann. Herrn Professor GAUPP bin ich auch noch zu großem Dank verpflichtet für die Freundlichkeit, mir zwei seiner noch nicht beschriebenen Modelle, und zwar das einer Tritonlarve und das eines jungen Siredon zu schicken, so dass mir zum Vergleich alle Hilfsmittel zu Gebote standen.

Betrachten wir unser Modell (Figg. 1, 2) erst auf seine allgemeine Gestalt, so fällt uns die äußerst geringe Ausdehnung des Knorpels auf, wobei zu bedenken ist, dass wir im Ganzen den höchsten Entwicklungszustand des Knorpelschädels vor uns haben. An Stelle der kompakten Massen, wie sie z. B. ein knorpeliger Tritonenschädel aufweist, finden wir nur ein zartes Sparrenwerk, das große Öffnungen in weitem Bogen umkreist, — und wo wir auf zusammenhängende Platten stoßen, erweisen sich auch diese als außerordentlich zart und dünn. Dass dieses Verhalten sehr erschwerend für den Aufbau des Modells war, liegt auf der Hand.

Ziehen wir nun in Betracht, worauf GAUPP mehrfach hinweist, dass bei der Bildung des Primordialcranium sich zuerst ein Gerüst anlegt, welches in großen Zügen die definitive Form vorzeichnet und sich aus einzelnen Spangen zusammensetzt, welche die Nerven- und sonstige Öffnungen weit umkreisen, so drängt sich uns der Gedanke auf, dass wir es hier mit dem Embryonalstadium eines Knorpelschädels zu thun haben, das sich aus später zu erörternden Gründen nicht im gleichen Maße wie bei anderen Amphibien entwickelt. Dies im Einzelnen nachzuweisen wird jetzt unsere Aufgabe sein.

Leider zeigt der jüngste Embryo schon das ganze Skelet mehr oder weniger deutlich vorknorpelig ausgebildet, und so entziehen sich die ersten Anlagen desselben der Untersuchung; da wir aber eine in wichtigeren Punkten sehr beträchtliche Ähnlichkeit des Primordialcranium unserer Gymnophionen mit dem der Urodelen finden werden, so, glaube ich, würde auch in obiger Beziehung nichts Neues geboten werden, und wir können auch hier völlige Übereinstimmung voraussetzen.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der einzelnen Theile über, wobei wir die altbewährte Eintheilung in Occipital-, Labyrinth-, Orbital- und Ethmoidalregion beibehalten. Da ich das Primordialcranium im Stadium seiner höchsten Ausbildung modellirt habe, so halte ich es für das Gerathenste, um ein klares Bild vom Aufbau des Knorpelskelets geben zu können, erst an der Hand des Modells den fertigen Zustand zu beschreiben, um hieran so weit mög-

lich die Entstehung desselben nach Querschnitten der Serie *I A* anzuschließen. Es liegen ja, wie erwähnt, die Verhältnisse hier nur wenig anders, und nur die verschiedene Entwicklung des Vorknorpels lässt auf die zeitliche Aufeinanderfolge der Bildung schließen. Die endliche Rückbildung des Knorpels bringt ein besonderer Abschnitt im Zusammenhang.

A. Occipitalregion.

a. Occipitalbogen.

Die Hinterhauptgegend zeigt bei Ichthyophis-Embryonen (Figg. 1 bis 3) eine sehr geringe Ausdehnung. Wir finden beiderseits flache konvexe Gelenkhöcker (*cond.occ*), welche in die entsprechenden Dellen des Atlas passen, und von ihnen ausgehend zwei das weite Foramen pro nervo vago hinten und ventral resp. dorsal umgreifende Knorpelspangen, welche dicht ans Gehirn anschließend nach vorn und nach der Seite ziehen. Die obere Spange, welche den STÖHR'schen »Bogen des Occipitalwirbels« darstellt, verliert bald ihren in dorso-ventraler Richtung längsovalen Querschnitt und wird drehrund; sie erreicht, stets in gleicher Höhe bleibend, den Anschluss an das hintere Ende der Ohrkapsel, mit dem sie etwas nach der Medianlinie zu verschmilzt. Die ventralen Spangen verwachsen am Hinterende des Nervenlochs unterhalb des Gehirns mit einander und bilden auf eine kurze Strecke eine schmale Occipitalplatte (*o.p*). Bald trennen sich die beiderseitigen Komponenten derselben wieder und setzen sich unter Beibehaltung ihrer cranialen Richtung als abgeplattete Bänder am seitlich unteren Rande des Centralorgans liegend mit den inneren unteren Theilen der Ohrkapsel in kontinuirliche Verbindung. Alle diese Theile bestehen aus völlig entwickeltem Knorpel, dessen Zellen durch reichliche hyaline Substanz getrennt werden.

Interessante Verhältnisse weist nun unser frühestes Stadium auf.

Die Occipitalbogen bestehen bereits aus gut ausgebildetem jungen Knorpel: eingekapselte Zellen, fast ohne Zwischensubstanz dicht an einander gelagert. Dorsal und ventral haben die beiden Spangen sich an die betreffenden Abschnitte der Labyrinthkapsel angeschlossen, so dass eine vom übrigen Schädel getrennte Anlage des Hinterhauptheils nicht mehr zur Beobachtuug kam. Die ventral gelegenen Knorpelzüge verbreitern sich bedeutend nach der Medianebene zu, treffen auf die noch wohl entwickelte Chorda und schließen mittels

einer dünnen Zellschicht ventral von derselben zusammen. Dieses Verbindungsgewebe (Fig. 4 *v.g*) hat aber ein noch weniger entwickeltes Aussehen, indem nur vereinzelt Kapselzellen in den großkernigen Vorknorpel eingesprengt sind. Hierdurch wird seine spätere Bildung und somit, was STÖHR schon bei den Urodelen zeigt, ein paariges Entstehen der Occipitalplatte nachgewiesen.

Eine Zwischenstellung nimmt Embryo *I B* ein (Fig. 5), der etwas jünger ist als das Modell *I D*, und in der Medianlinie — ventral von der einen platten Zellstrang vorstellenden rudimentären Rückensaite (*ch*), eine beträchtliche Verdünnung der Hinterhauptsplatte aufweist (*v.g*), die bei *I D* kaum mehr zu bemerken ist.

Von Wichtigkeit ist nun, dass die Knorpelrinne, in welcher die Chorda lagert, bei *I A* sich, nachdem die seitlichen Theile bereits wieder als ovale Spangen ihre laterale Lage angenommen haben, noch 3—4 Schnitte weiter cranial fortsetzt (Fig. 6). Die Platte selbst ist schon auf 10 Schnitten sichtbar. In der ebenfalls 15 μ dick geschnittenen Serie *I D*, eines weit längeren Embryos, lässt sie sich nur auf acht Schnitten verfolgen, und der mediale Theil ist höchstens 15 μ weiter rostral als zellreicher, nicht zu Knorpel differenzirter Strang erkennbar: hieraus ergiebt sich selbst ontogenetisch schon während des Embryonallebens eine bedeutende Reduktion der Hinterhauptsplatte und eine morphologische Erklärung für ihre geringe Ausbildung gegenüber den beträchtlichen Knorpelmassen anderer Amphibien; sie wird sich bei jüngeren Stadien relativ noch mächtiger erweisen und so ihre Zugehörigkeit zum Amphibientypus dokumentiren.

Bedeutende Umbildung hat die Chorda erlitten.

b. Chorda dorsalis.

Wir gehen hier am besten von unserem jüngsten Stadium aus Fig. 4, 6, 7).

Wie innerhalb jedes Wirbels verknorpelt die Rückensaite auch im Atlas, aber anstatt dass sich das weite Maschenwerk der Chordazellen weiter cranial wieder herstellt, wie es sonst jeder Wirbel zeigt, bleibt der knorpelige Zustand erhalten; — die Chorda tritt, ohne irgend welche Veränderungen zu zeigen, in gleichmäßiger Dicke aus dem ersten Wirbel in das Hinterhaupt ein. Hier liegt sie unter Beibehaltung ihres kreisrunden Querschnitts und ihrer deutlichen Scheide oberhalb (Fig. 4) der Occipitalplatte. Schon dieses Verhalten allein beweist die Zugehörigkeit der Gymnophionen zu den Urodelen,

denn auch bei diesen hat die Occipitalplatte ihre Lage unterhalb der Chorda, während sie bei den Anuren dorsal von jener gefunden wird.

Mit dem Schwinden der Basalplatte verliert die Rückensaite ihre regelmäßige Gestalt. Der Querschnitt stellt erst ein aufrechtes Oval dar, bald liegt aber der größte Durchmesser in querer Richtung; öfters finden sich Einschnürungen, bis sich weiter nach vorn das Querschnittsbild auf jedem Schnitte ändert. Die Scheide zeigt streckenweise Lücken, erhält sich aber in Resten bis ans vordere Ende. Histologisch besteht die Chorda aus großkernigen Zellen, die sich von den umgebenden Bindegewebszellen kaum unterscheiden, aus Spindelzellen und Degenerationsprodukten. Die vorderste Spitze des Organs liegt am vorderen Ende der Ohrkapsel unter der bereits vom Mundepithel abgeschnürten Hypophyse. Irgend welche weitere knorpelige Umhüllung, wie sie sonst die Balkenplatte darstellt, findet sich bei unserem Objekt nicht, so dass die Chorda nach dem Austritt aus der Occipitalplatte frei im subcerebralen Bindegewebe nach vorn zieht (Fig. 7).

Bedeutende Rückbildungserscheinungen zeigt schon der nächste Embryo (*I B* Fig. 5). Die Chorda wird innerhalb des Atlas knorpelig; ihre Scheide verliert schon beim Auseinanderweichen der Gelenkfortsätze des ersten Wirbels ihre Kontinuität, der Inhalt seinen Knorpelcharakter, so dass er sich wenig vom umgebenden Bindegewebe unterscheidet. Nach Verschmelzung der beiderseitigen Theile der Occipitalplatte ist das querovale Rudiment der Rückensaite nur noch schwer dorsal von ersterer zu erkennen; glänzende Reste der atrophischen Scheide lassen den platten Strang degenerirter Zellen als Überbleibsel der Chorda unterscheiden. Schon in der Mitte der basalen Brücke ist jede Spur derselben geschwunden.

Das Exemplar, nach welchem das Modell hergestellt ist, verliert den letzten differenzirbaren Rest des degenerirten Stranges schon vor dem cranialen Ende der Gelenkfortsätze des Atlas, und bei dem am weitesten entwickelten Embryonalstadium (*I E*) ist die Chorda bereits im ersten Wirbel von Knochen eingeschlossen, findet also schon innerhalb desselben ihr Ende; das Cranium lässt keine Spur derselben mehr erkennen.

Wir stehen demnach hier vor der auffallenden Thatsache, dass bei einem Amphibium die Rückensaite in ihrem Schädeltheil vollständig zu Grunde geht, und dies bereits während des Eilebens! Auf die leicht erkennbare Ursache dieses Verhaltens komme ich im zweiten Theil zu sprechen.

c. Atlanto-Occipital-Gelenk.

Auf einen Punkt, die Atlanto-Occipital-Verbindungen betreffend, möchte ich noch hinweisen. GAUPP sagt von denselben (1893, pag. 100): »Jedenfalls sind sie aber nicht etwa zu betrachten als Bogengelenke«, und führt als Beweis an, dass bei Triton der erste Spinalnerv »über (genau genommen hinter) dem Gelenk nach außen verläuft, was nie möglich wäre, wenn es sich um ein Bogengelenk handelte.« Ich habe nun einmal (1894) gezeigt, dass die großen vorderen Gelenkfortsätze des Atlas den entsprechenden Apophysen der übrigen Wirbel völlig homolog sind, und an anderer Stelle (1895) darauf aufmerksam gemacht, wie die Gelenkfortsätze des ersten Wirbels durch stärkeres Wachsthum und ventral gerichtetes Wandern sich vor die ersten Spinalnerven schoben, so dass diese hinter den Massae laterales ihren Weg durch den Atlas suchen mussten — ein Verhältnis, wie es sich auch noch weiter caudal an Wirbeln fand; der erste Rückenmarksnerv verläuft in der genau gleichen Weise, wie die folgenden, und so dürfte für die Atlanto-Occipital-Verbindung der Charakter eines Bogengelenks bewiesen sein, — von vorn herein auch wohl die natürlichste Erklärung.

B. Labyrinthregion.

Auch hier gehen wir aus den angeführten Gründen in der gleichen Weise vor und beschreiben erst das Modell, obgleich das jüngste Stadium in Folge größerer Annäherung an den Urodelentypus zum Vergleich geeigneter gewesen wäre. Ohrkapsel und Stapes sollen gesondert besprochen werden.

a. Ohrkapsel.

In ihrer allgemeinen Gestalt unterscheidet sich die knorpelige Gehörkapsel wenig von der einer Urodelenlarve; sie ist nur luftiger gebaut. Jede Ohrkapsel lässt sich als die Hälfte eines langgestreckten Ellipsoids auffassen, dessen Schnittfläche durch die dem Gehirn anliegende Medianwand gebildet und dessen Längsachse nach vorn etwas lateralwärts abweicht.

Der nach der Mitte schauende, durch die Wölbung des Centralorgans sanft eingebuchtete Theil ist am wenigsten vollständig und durch drei weite Öffnungen unterbrochen. Die am meisten caudal gelegene befindet sich basal und stellt das Schneckenfenster vor (*for.cochl.* Fig. 3); nur eine dünne Spange scheidet sie vom

Foramen vagi, so dass ihr unterer Rand direkt von der Fortsetzung der ventralen Spange des Occipitalabschnitts gebildet scheint. Etwa in der Mitte der Kapsel stoßen wir am dorsalsten Theil der Wand auf ein eben so großes Loch, durch welches der Ductus endolymphaticus (Aquaeductus vestibuli) das Gehörorgan verlässt (*for.d.end* Fig. 1). Schon ventral von diesem fehlt wieder die knorpelige Bedeckung; diese Öffnung, nur durch einen schmalen Pfeiler vom Foramen cochleae getrennt, erweitert sich weiter rostral auch nach der Rückenseite zu und nimmt mit Ausnahme der vordersten Kuppel und eines davon ausgehenden schmalen Knorpelbandes, das sich von der Rückenkante abwärts erstreckt, die ganze vordere Hälfte der inneren Ohrkapselwand ein (Figg. 1, 3). Hier treten die Gehörnerve in ihr Sinnesorgan ein.

Nach vorn und hinten zu verjüngt sich die Kapsel zu zwei Kuppeln, an welche sich caudal — etwas nach der Medianlinie zu — die obere Occipitalspange anlagert, während der vordere Theil sich in die obere Trabekelleiste fortsetzt.

Die Außenseite ist in ihrer oberen Hälfte — die untere wird durch das Foramen ovale eingenommen — stark lateral ausgebuchtet und lässt in zartem Relief die Lage der Bogengänge erkennen. Mit der Medianwand verbindet sie sich dorsal im hinteren Theil durch abgerundete Wölbung, in der vorderen Hälfte mittels scharfer Kante. Caudal vom Foramen endolymphaticum und noch etwas im Bereich desselben zieht sich diese Kante in eine Spitze aus, so dass hierdurch für eine kurze Strecke eine median schauende Leiste dem oberen Rand des Gehirns anlagert. Dieser Theil ist der letzte Rest der dorsalen Verbindungsbrücke zwischen beiden Ohrkapseln, die sich bei Urodelen und Anuren vorfindet und, früher als Occipitale superius bezeichnet, bei Fröschen von GAUPP mit dem Namen Tectum synoticum (*tect.synot* Figg. 1, 2) belegt worden ist. Das knorpelige Dach ist unseren Amphibien abhanden gekommen und hat sich zu den Leisten rückgebildet.

Die Wölbung der Außenseite (Fig. 3) erleidet etwa in der Mitte ihrer Höhe zwischen oberer Kante und eirundem Loch eine Einbiegung in der Längsrichtung, durch welche sich die Grenze zwischen äußerem Bogengang (*can.semic.ext*) einerseits und — dorsal — vorderem und hinterem andererseits kenntlich macht; eine darauf in senkrechter Richtung stehende noch sanftere Delle, in der Gegend des Aquädukts gelegen, bezeichnet den Ort der Trennung der beiden letztgenannten Kanäle (*can.semic.a* und *p*). In der gleichen Weise

lässt sich die Lage derselben an der Ohrkapsel von Urodelen und Anuren erkennen. Die Gegend des äußeren Bogengangs ist übrigens etwas stärker gewölbt als die des oberen.

Fast die ganze ventrale Hälfte der äußeren Seite der Ohrgegend nimmt das langgestreckte Foramen ovale ein. Die Seitenwand zeigt auch sonstige kleine, z. Th. symmetrisch gelegene Unterbrechungen, deren größte sich am Zusammenstoß der drei Kanäle findet; sie haben aber keine weitere Bedeutung, da sie durch Knochen geschlossen werden und keinerlei Gebilden zum Durchtritt dienen; sie zeugen nur für ein allmähliches Schwinden der Knorpeltheile des Schädels.

Auch die Basalfläche der Kapsel ist durch zwei weite Öffnungen durchbrochen, deren eine in der Gegend des Foramen cochleae gelegen ist, während die größere, langgestreckte (*for.bas* Fig. 3) in ihrer Lage dem ovalen Loch an der Seite entspricht. Auch sie haben keinen Anspruch auf morphologische Wichtigkeit.

Innerhalb der Ohrkapsel treffen wir nur auf schmale Knorpelbrücken. Der obere Rand des Foramen ovale krempelt sich nach innen um und setzt sich eine kurze Strecke weit in eine Spange fort, welche sich wieder nach oben wendet und an die innere Fläche der Außenwand anlegt, so dass ein Theil des Canalis semicircularis externus eine knorpelige Umwandung erhält. Ähnliche Brücken, nur schmäler, umschließen theilweise den hinteren und vorderen Bogengang.

Alle diese Wände bestehen aus fertigem Knorpel, sind aber durchgehend äußerst dünn, oft nur durch eine einzige Zellenreihe gebildet; nur die basalen Theile stellen etwas kompaktere Lagen vor.

Der vorderste Theil der Ohrkapsel nimmt noch besonderes Interesse in Anspruch wegen des Verlaufs des Gesichtsnerven, der sich ja, wie Gaupp ausführlich darlegt, bei Anuren und Urodelen etwas verschieden verhält, indem er sich bei ersteren mit dem Trigeminus, bei den letzteren mit dem Acusticus verbindet. Bei unserem Objekt liegen die Verhältnisse nun folgendermaßen: Noch caudal vom vorderen Verschluss des Foramen ovale hat der Sacculus sein craniales Ende erreicht, und die seitliche Wand des Gehörorgans krümmt sich an ihrem unteren Rande medianwärts, um bald das Gehirn zu erreichen. Die Ohrkapsel (*c.a* Fig. 8), den vorderen Bogengang, das vordere Ende des äußeren Kanals und den Recessus utriculi einhüllend, nimmt also nur noch den dorsalen Theil der Seitenwand des Centralorgans ein, während ventral ein schmaler Knorpelpfeiler, das ovale Fenster vorn schließend, dem Gehirn dicht anliegt und den Rest der

Ohrkapsel mit den stets in gleicher Richtung fortlaufenden basalen Spangen in Verbindung setzt. Er bildet die hintere Abgrenzung für eine Öffnung (*for. VII* Fig. 3), deren vorderer Abschluss eine parallele, kaum stärkere Leiste, kurz vor dem vorderen Ende des knorpeligen Labyrinths zu den ventralen Theilen herabsteigend, herstellt. Durch dieses Loch, das demnach in Folge des unteren knorpeligen Abschlusses des Gehörorgans völlig von der Ohrkapsel getrennt ist, verlässt der Facialis (*VII* Fig. 8) den Schädelraum. Ein ganz ähnliches Verhalten beschrieb GAUPP bei Siredon, und fand in ihm zugleich die Erklärung für den Befund bei den Fröschen einerseits, indem ein Schwinden des vorderen Pfeilers die Öffnungen für Quintus und Septimus zusammenfließen ließ, andererseits ließ sich durch Atrophie der unteren Wand der dorsal verlagerten Labyrinthkapsel die Verbindung der Gesichts- mit den Hörnerven bei den Schwanzlurchen herleiten. Das Verhalten des Nerven bei den Cäcilien schließt sich also direkt an das bei den Ichthyoiden an.

Den Boden für das Facialisloch bildet, wie erwähnt, die Fortsetzung des basalen Theiles der Ohrkapsel; dieser zieht dann cranial in der ventralen Spange des Trabekel weiter. Im Bereiche der besprochenen Öffnung zeigt sich hier ein kleines Loch, dessen laterale Begrenzung einseitig nicht vollständig ist, zum Durchtritt des Ramus palatinus VII (*for. VII.2* Fig. 8).

Dieser etwas langen Beschreibung ist für unser jüngstes Stadium wenig hinzuzufügen.

Die Ohrkapsel ist schon in gleichem Maße entwickelt wie bei *I D*, wenn auch theilweise nur vorknorpelig (Fig. 7). Die Verschmelzung der oberen Occipitalspange mit der hinteren Kuppel ist bereits erfolgt, eben so der Übergang des vorderen in den oberen Theil der Trabekel. Nun ist es interessant, dass alle die Öffnungen, welche als nicht bedeutungsvoll erwähnt wurden, wie die zahlreichen Lücken in der Seitenwand und die zwei großen im basalen Abschnitt — über das Foramen ovale vergleiche das beim Stapes Gesagte —, dass alle diese sich noch nicht gebildet haben; das kernreiche Vorknorpelgewebe zieht ohne Unterbrechung über die betreffenden Stellen hinweg (cf. Fig. 7). Die ganze Kapsel ist demnach in diesem Stadium bedeutend vollständiger und erinnert mehr an die Verhältnisse bei den Urodelen, bei denen die dicken Knorpelwände des Labyrinththeiles seitlich und basal völlig geschlossen sind. Auch hier können wir schon ontogenetisch eine Reduktion des Primordialcraniums feststellen.

Der Entwicklungszustand des Gewebes ist hier nicht gleichmäßig. Am besten ausgebildet und schon als junger Knorpel zu bezeichnen ist der die spätere ventrale, mediale Spange bildende Theil, dessen Kapselzellen sich auf allen Schnittbildern scharf von den anliegenden Vorknorpelzügen abgrenzen. Dieser Knorpelzug bildet auch im histologischen Charakter seiner Elemente die direkte Fortsetzung des einzig vorhandenen, lateralen Theiles der Basalplatte, und setzt sich in derselben Qualität in die ventrale Trabekelspange fort — alles Thatsachen, die dafür sprechen, dass er nicht der Ohrkapsel zuzurechnen, sondern als »mesotischer« (Stöhr) oder »parachordaler« (Gaupp) Knorpel aufzufassen ist. Im Bereich des Facialisloches ist schon die Öffnung für dessen Gaumenast vorhanden. Im Übrigen besteht die Ohrkapsel theils aus zellreichen Vorknorpelzügen, theils aus Reihen echter Knorpelzellen, selbst schon mit spärlicher Zwischensubstanz. Derartige verknorpelte Stellen finden sich am oberen medialen Rand, als Fortsetzung des oberen Occipitaltheiles eine Strecke weit deutlich erkennbar, und an der oberen und hinteren Umgrenzung des Schneckenfensters, welcher Rand aus dem ventralen Knorpelzug auszuwachsen scheint und damit dem parachordalen Abschnitt zugehört. Wie weit des letzteren Gebiet im Einzelnen geht, ist hier kaum mehr zu entscheiden; ich möchte der fast völligen Isolation wegen nur die erwähnten beiden medianen Spangen und die Umgrenzung des Schneckenfensters für ihn in Anspruch nehmen. Die mittlere Wand, die auch bei Rana (Gaupp) sich am spätesten bildet, zeigt in der vorderen Hälfte den jüngsten Vorknorpel. Der innere Bau weist gegen das Modell keine Veränderungen auf.

Sonst wäre nur noch auf die, wie zu erwarten stand, relativ mächtigere Dicke der Kapselwand und den etwas weiter ausgezogenen Vorsprung des Tectum synoticum hinzuweisen. Eine Verbindung der Labyrinthgegend mit dem Quadratknorpel hat nicht stattgefunden.

b. Stapes.

Das Gehörknöchelchen der Blindwühlen zeigt schon im knorpeligen Zustand eine höchst eigenthümliche Gestalt (Fig. 1, 3). Wir können an dem Stapes zwei Theile unterscheiden, nämlich

1) einen langen, dünnen Stab, der in der Mitte der Höhe des Foramen ovale durch die ganze Länge desselben streng parallel der Längsachse des Kopfes zieht (*Operc* Fig. 1, 3),

2) von dessen vorderem Ende in zwei die Arteria stapedia (for. a. stap

Fig. 1) umschließenden Spangen schräg nach außen und vorn abgehend, einen allmählich kolbig verdickten Fortsatz, der sich dem hinteren Ende des Quadratum anlagert (*col*). Seine Länge beträgt nur $^1/_3$ von der des Stabes.

Betrachten wir unseren jüngeren Embryo, so treffen wir in der ganzen Gegend nur auf Vorknorpel. Die lateral schauende Verdickung, der spätere Fortsatz, ist wie das Foramen pro arteria stapedia deutlich erkennbar, aber nur oberhalb desselben zeigt sich im hinteren Abschnitt eine deutliche Lücke; im Übrigen ist die ganze Anlage nicht im geringsten von der Ohrkapsel abgegrenzt (Fig. 7); die Züge zellreichen Gewebes bedecken gleichmäßig die gesammte Außenfläche der Labyrinthregion — wohl der deutlichste Beweis dafür, dass der Stapes sich aus der Gehörkapsel herausschnürt, ein Verhalten, das sich überhaupt bei Urodelen klarer erkennen lässt als bei Anuren (cf. GAUPP, 1893, pag. 128).

Im Larvenleben wuchert nur noch der Knorpel am Vorderende des Längsstabes, ohne eine Gelenkverbindung mit der Ohrkapsel herzustellen.

Die Bedeutung der beiden Komponenten ist klar: die lange Spange, zu welcher sich die breite Anlage reducirt, ist dem Operculum zu vergleichen, der seitliche Fortsatz entspricht der Columella der Schwanzlurche, die hier ja auch im Gegensatz zu den Fröschen vom Operculum direkt auswächst; ohne irgend welche Unterbrechung setzt sich der eine Theil in den anderen fort.

Der Zusammenhang mit dem Quadratum ist ein sehr inniger. Im ersten Stadium trennt nur eine zellarme Schicht das distale Ende der Columella vom Quadratknorpel. Diese Scheidung ist bei *I D* durch einen reichlichen Zug von Zellen mit quergestellten Kernen noch deutlicher geworden, ohne dass sich schon die Sonderung des späteren Gelenks bemerkbar macht (Fig. 9, zwischen *q* und *st*). Auch spricht der weit jüngere Charakter der Vorknorpelanlage von *I A* im Verhältnis zu den gut entwickelten Kapselzellen des Quadratum gegen ein Auswachsen der ganzen Columella von jenem Knorpel. Indess kann ich mich hier — bei älteren Embryonen ist der Knorpelstab durchaus homogen — des Eindrucks nicht erwehren, als ob der distale Theil des Säulchens gesonderten Ursprungs sei; beiderseits tritt erst — caudal begonnen — an seiner Seite eine noch jüngere Vorknorpelmasse auf, scharf von der proximalen Anlage getrennt (*st.dist* Fig. 11). Obgleich dieser nach hinten schauende *Fortsatz* auf weiter rostral gelegenen Schnitten sehr bald äußerlich

mit dem Haupttheil verschmilzt, so lässt er sich doch histologisch von diesem abgrenzen und bildet das distale Ende der Columella. Genaueres würde sich nur bei noch früheren Stadien feststellen lassen.

Da eine genaue Beschreibung der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei den Urodelen noch aussteht, weiß ich diesen Befund nicht sicher zu verwerthen. Es kann sich bloß um eine gesonderte Verknorpelung des distalen Abschnittes des Ligamentum suspensorio-stapediale handeln; dann aber erinnert wieder das Verhalten an die Anuren, bei denen GAUPP ein selbständiges Verknorpeln der Pars externa columellae fand, ohne jedoch den direkten Ursprung vom Quadratum sicherzustellen oder von der Hand weisen zu können. Auch hier ist eine Entscheidung nicht zu fällen, da der Zusammenhang des fraglichen Stückes mit jenem Knorpel zwar sehr eng ist, aber doch nicht die Intensität der Verbindung desselben mit den übrigen Stapestheilen erreicht. Eine ähnliche Anlagerung an den Quadratknorpel findet sich auch bei Amphiuma; WIEDERSHEIM (1877. pag. 502) spricht hier von einer »innigen Verlöthung«; interessant dafür, wie weit diese Verbindung gehen kann, ist die ebenfalls von WIEDERSHEIM (1877, pag. 503) erwähnte Thatsache, dass bei Ranodon, Ellipsoglossa und Salamandrella das distale Ende der Columella knorpelig, ohne jegliche Intervention von Bindegewebe, mit einem hinten vom Quadratum ausgehenden Fortsatz verschmilzt.

C. Orbitalregion.

In diesem Abschnitt des Primordialcranium — die vordersten Partien desselben werden, wie es auch GAUPP für praktisch befunden, im Anschluss an die Ethmoidalregion besprochen, — begegnen wir der weitgehendsten Reduktion des Knorpelgerüstes.

Das Modell zeigt nur zwei dünne Spangen, die fast parallel nach vorn ziehen; die ventrale (*tr.v*) setzt die seitlichen Theile der Basalplatte kontinuirlich fort, während die dorsale (*tr.d*) an die vordere Kuppel der Ohrkapsel sich direkt anschließt. Nach hinten zu sind die Spangen jeder Seite etwas weiter von einander entfernt, als vorn, und erst ganz vorn beginnen sie sich der Mittellinie zu nähern; die dorsalen liegen zugleich stets etwas mehr lateral (Fig. 3). Der Querschnitt der Stäbe ist hinten längsoval, im rostralen Theil verlängert sich der dorsoventrale Durchmesser noch mehr. Am vorderen Ende, wo sich bereits eine Verbreiterung nach der Median-

ebene sichtbar macht, um die dem Septum zustrebenden Grundpfeiler zu bilden, verbindet ein ununterbrochener Streifen beide Spangen, und auch an der Grenze zwischen mittlerem und vorderem Drittel zieht eine diesem parallele Knorpelbrücke dorsoventral. So werden ein kleineres vorderes und ein größeres hinteres Fenster abgetheilt; durch das erstere zieht der atrophische Sehnerv (*for.II*). Dem letzteren liegt außen das Ganglion des Trigeminus (*for.V*) an.

Eine ähnliche Konfiguration scheint das Primordialcranium der Saurier aufzuweisen, bei dem nach GAUPP (1893, pag. 140) ebenfalls »keine kontinuirliche Seitenwand, sondern nur einzelne Spangen angelegt werden«. Natürlich bringt diese Ähnlichkeit die Gymnophionen den Reptilien nicht näher; sie ist nur auf Konvergenz zurückzuführen, da bei beiden Gruppen das Knorpelskelett seine Bedeutung verlor und rückgebildet wurde. Es zeigt sich hier wieder im Beibehalten eines embryonalen Verhaltens das bekannte Gesetz, dass bei einer Reduktion zuerst stets die später entstandenen Stadien eliminirt werden.

Ist schon die Seitenwand der Orbitalregion nicht vollständig, so fehlen Boden und Decke ganz und gar. Der dorsalen Seite mangelt jede Andeutung einer Deckenbildung, und auch ventral zeigt sich nirgends das Bestreben einer medianen Verbindung, so dass die basicraniale Fontanelle vom Vorderrande der schmalen Occipitalplatte bis zum Nasenseptum geöffnet ist. Dass bei den Vorfahren der Cäcilien — embryonal ließ es sich hier nicht erweisen — eine Balkenplatte bestand, das beweist der besprochene kontinuirliche Zusammenhang der Occipital- und Trabekelpartien in ihren seitlichen Theilen; es sind dies die lateralen Reste dieser Platte.

Zu einer Verbindung mit dem Quadratum ist es hier auch nicht gekommen.

Das jüngste Stadium weist für den hinteren Abschnitt dieser Region keinerlei Verschiedenheiten vom entwickelten Knorpelgerüst auf. Irgend eine Neigung der Trabekel, über oder unter dem Gehirn zusammenzuschließen, lässt sich nicht erkennen. Sie ziehen als rundliche Stäbe rostralwärts. Dagegen verbreitert sich die untere Spange bald nach oben und drängt so das Trigeminusfenster nach der Dorsalseite, während ventral der relativ bedeutend stärker entwickelte Opticus durch seine Öffnung aus dem Schädel tritt. Hier liegen demnach die beiden Fenster mit ihren zugekehrten Theilen fast über einander, während sie später durchaus neben einander gelagert sind. *Es hängt diese* Verschiebung mit der später zu besprechenden Lage-

veränderung von Gehirn und Nase zusammen. Die beiden Spangen sind vorn in dorso-ventraler Richtung stark verbreitert und lassen dadurch auf eine in jüngeren Stadien noch mehr ausgeprägte Vollständigkeit der Schädelseitenwand schließen, zumal dieser Theil histologisch jüngeren Charakters ist.

Bei *I D* bestehen die Trabekel aus völlig entwickeltem Knorpel, im früheren Stadium caudal aus jungem Knorpel, dem sich rostral immer jüngere Gewebe anschließen. Nach Schluss des Foramen pro nervo optico sind die Kapselzellen fast völlig geschwunden. Nach der Schnauze zu befindet sich das Primordialcranium also noch auf einem früheren Zustand, wie es sich noch eklatanter in der folgenden Region zeigen wird.

D. Ethmoidalregion.

Die Nasengegend ist die einzige, welche schon in Bezug auf das Knorpelcranium erhebliche Differenzen anderen Ampbibien gegenüber aufweist. In Folge der bedeutenden Ausbildung des Geruchsorgans ist auch die Ethmoidalkapsel gut entwickelt und hat einen eigenen Charakter angenommen, doch, glaube ich, kann man auch hier den allgemeinen Urodelentypus erkennen. Theile dieses Knorpelgerüstes persistiren noch beim Erwachsenen; es erfährt dies also eine weitere Ausbildung und wird eine längere Besprechung rechtfertigen. Entsteht die Nasenkapsel ja auch am spätesten von allen Theilen, und lässt sich daher ziemlich genau in ihrer Bildung verfolgen.

Da auch im Larvenleben noch beträchtliche Umwandlungen stattfinden, so habe ich außerdem die rechte Nasenkapsel einer Larve von ca. 10 cm Länge modellirt.

Es wird nun wohl am gerathensten sein, wenn ich auch hier vorerst das Stadium *I D* beschreibe und erkläre, sodann zu dessen Entstehung und endlich zur Weiterbildung in den definitiven Zustand übergehe.

Für das Verständnis der Umwandlungen ist besonders auf die Lagerungsverhältnisse von Gehirn und Nase hinzuweisen. Born hat schon darauf aufmerksam gemacht, dass (1877, pag. 53) das vordere Ende des Centralorgans, welches beim ausgewachsenen Triton vollständig hinter den Choanen liegt, bei Larven von 17 mm Länge sich eine Strecke weit zwischen die Nasenhöhlen einschiebt. Ichthyophis zeigt beim Erwachsenen dasselbe wie Triton, dagegen liegen im frühesten Stadium die Nasensäcke vollständig seitlich und

ventral vom Gehirn; die frontale Schnittserie zeigt erst ein ganzes Stück das letztere allein, während vordere Blindsäcke des Riechorgans und Narinen erst weiter caudal erscheinen: letztere, die vorderen Nasenöffnungen, erst im 55. Schnitt, d. h. 0,825 mm hinter dem vorderen Kopfende, wobei jedoch auch die Beugung des Kopfes zu berücksichtigen ist. Knorpeltheile, die später rostral von anderen lagern, finden sich hier also ventral von denselben. Dies erstreckt sich bis auf die Trabekelregion und erklärt die vorstehend beschriebene Lageveränderung der Foramina pro nervis II und V: das später vor dem Trigeminusloch gelegene Opticusfenster schiebt sich bei *I A* noch theilweise unter das erstere. Ein Blick auf die SARASIN'schen Bilder von der Entwicklung der äußeren Körperform lehrt dasselbe; es lässt sich an diesen gut verfolgen, wie die Kopfform allmählich gestreckter wird, und die Nase sich vor das Gehirn lagert.

Unser Modell *I D* zeigt nun folgende Verhältnisse:

a. Modell *I D* (Figg. 1, 2).

Rostral vom Opticusfenster verschmelzen, wie beschrieben, die beiden Balkenspangen wieder, doch nur auf eine kurze Strecke. Die ventrale wendet sich nämlich bald stark nach der Medianebene zu, verlagert ihren größten Durchmesser in quere Richtung und vereinigt sich mit der andersseitigen (*tr.p* Figg. 1, 2, 11), um mit ihr nach vorn zu ziehen, erst als quergestellte Platte einen knorpeligen Boden für das Gehirn abgebend, dann in der Mitte sich kammartig nach dem Rücken zu erhebend. Da nun die obere Trabekelspange, dem Centralorgan seitlich anlagernd, in ihrer alten Richtung nach vorn zieht, bildet sie mit der ventralen die hintere und seitliche Umgrenzung einer weiten Öffnung an der Basis und der Seitenwand des Knorpelschädels; die vordere Wand derselben wird dadurch hergestellt, dass etwa in der Gegend, wo sich von der Medianplatte der Kamm erhebt, die lateralen Theile einen Fortsatz in Bogenform nach unten und innen schicken, der mit den mittleren Abschnitten verschmilzt, gewissermaßen eine Wiederholung der ersten Basalvereinigung (*sol.nas* Fig. 2, 12). Während die caudale aber unter dem Gehirn stattfand, bildet die rostrale den Boden für die Nasenhöhlen. Durch die genannte Öffnung treten nämlich (*choa*) die Choanen ein, und die Riechorgane verdrängen das Centralorgan nach oben, so dass diesem nur noch die obere Spange der Seitenwand anliegt, die es bis zum Übergang in den dorsalen Riechnerven begleitet (Fig. 11, 12). Beinahe vom Beginne des Kammes an wird der ganze vordere

Theil des Kopfes vom Geruchsorgan eingenommen. Nur das letzte Drittel desselben lagert noch seitlich vom Gehirn.

Die Nasenkapsel selbst hat nun folgenden Bau. Wir haben mediane und laterale Theile aus einander zu halten.

Die mediane Platte verliert allmählich nach vorn an Breitenausdehnung, gewinnt aber bedeutend an Höhe, so dass sie schließlich ein hohes Septum zwischen beiden Geruchsorganen herstellt (*sept.nas* Fig. 1, 2), dessen Fuß etwas verbreitert ist. Diese Vertikallamelle steigt ziemlich steil an und verflacht sich eben so schnell, so dass die höchste Partie das Aussehen eines Sporns hat. Auf die Hälfte seiner größten Höhe reducirt lässt sie seitlich nach vorn und lateral breite flügelartige Fortsätze (*proc.al* Fig. 1, 2) abgehen zur medianen Umwandung der seitlich rückenden vorderen Theile der Nasen. Diese Flügel, an Höhe ziemlich gleich bleibend und in derselben leicht nach vorn konvex gekrümmt, treten an ihrem Ende mit Seitentheilen in Verbindung. — Bevor diese Fortsätze abgegeben werden, findet sich am Boden des Septum ein kleines, von einer dünnen Knorpelspange bogenförmig umrandetes Loch (*for.V 1, 2*), durch welches ein zarter Trigeminusast zur Haut der Schnauze und zur Schleimhaut des Mundes zieht; er wird von WIEDERSHEIM (1879) als V^b 1 bezeichnet und ist aus der Verbindung des ersten und zweiten Astes dieses fünften Nerven hervorgegangen.

Zwischen den Flügelfortsätzen setzt sich das Septum nur noch als runder, schwach nach unten gebogener Stab fort, dessen vorderes Ende mit dem der Nasenkapseln selbst zusammenfällt.

Betrachten wir jetzt die seitlichen Abschnitte des Knorpelgerüstes, so sehen wir die schmale obere Trabekelspange, nachdem sie sich von der ventraleu getrennt hat, an der Seite des Gehirns wie beschrieben in gleicher Richtung nach vorn und etwas nach einwärts und oben ziehen. Dabei findet sich gleich hinten ein von zwei schmalen Pfeilern begrenztes Loch (*for.Vx*), durch welches ein kleines Ästchen vom Ramus I Quinti und ein Gefäß ziehen. Ein zweites Fenster (*for.V1*) wird durch einen vom unteren Ende dieser Seitenwand in lateral-rostraler Richtung abgehenden Fortsatz vervollständigt, der vorn die sich plötzlich stark nach unten und seitlich verbreiternde Seitenwand wieder erreicht. Dadurch, dass in dem von ihm ventral umwandeten Kanal verlaufend der Nasenast des Trigeminus in die Riechkapsel eintritt, bekundet er sich als Antorbitalfortsatz (*proc.a.o*).

Während die Seitenwand bis jetzt am Gehirn anlag, muss sie

sich nach Schluss des Fensters für die Choanen stark seitlich ausbauchen, um mit dem dorsal gerückten Cerebrum zugleich die lateral gelegenen Geruchsorgane zu umfassen. Dass diese Partie sich breit nach unten und dann einwärts wendet, um mit der Mittelplatte zu verschmelzen, ist schon erwähnt. An dieser Stelle sind auf eine kurze Strecke die Geruchsorgane ventral, lateral und dorsal umhüllt und entbehren nur auf der Innenseite der knorpeligen Umwandung. Auf der Ventralseite ist die Brücke sehr schmal und macht bald wieder einer breiten basalen Öffnung Platz, deren mediale Begrenzung Septum und späterhin Flügelknorpel bilden. Die Seitenwand selbst geht unterdess manche Veränderung ein. Der oberste Theil, gewissermaßen die Fortsetzung der dorsalen Trabekelspange, endet etwas nach vorn von der basalen Brücke als spitzer Fortsatz, der unter sich den Ramus palatinus des Facialis durchtreten lässt. Er liegt etwas einwärts, da er sich noch dem Gehirn nähert, und in gleicher Höhe mit dem Septum. Weiterhin zeigt die breite Seitenwand eine kleine Öffnung (*for.V1ext*), in einer Flucht mit dem Loch für den Nasenast des Quintus liegend, durch welche der schwächere äußere Ast des genannten Nerven, der sich im Nasenraum vom inneren Hauptstamm abgespalten hat, die Knorpelkapsel wieder verlässt, um in der Haut zu enden. Weiter nach unten, etwa an der Grenze zwischen unteren und seitlichen Theilen, erstreckt die Lateralwand sich in stumpfem Fortsatz caudalwärts, so dass die Öffnungen, durch welche die Choanen treten, eine Einschnürung erfahren und nierenförmig aussehen. Diese Partie der knorpeligen Kapsel sowie in ihrer Verlängerung nach vorn gelegene Theile sind etwas stärker gewölbt und nehmen das JACOBSON'sche Organ in sich auf.

Auch die Seitenwand bleibt nicht lange kontinuirlich, indem sie sich endlich in zwei dorsal und ventral nach vorn und etwas einwärts laufende Spangen auszieht. Die dorsale Spange strebt dem dorsalen Ende des Flügelknorpels zu, ohne es zu erreichen; doch bahnt sich diese Verbindung noch im Embryonalleben an. Die ventrale verschmilzt mit dem unteren Theil des genannten Knorpels. So wird ein drittes (oben anfangs nicht geschlossenes) Fenster gebildet, durch welches die Narinen (*nar*) gehen, und an dem der vordere Theil des JACOBSON'schen Organs endigt. Der untere Stab, der zugleich eine seitliche Umgrenzung für die vordere basale Öffnung schafft, zeigt in der Mitte seiner Länge einen dorsal gerichteten kleinen Fortsatz, der sich zwischen äußere Nasenöffnung (vorn) und JACOBSON'sches Organ (hinten) schiebt (*proc.nar* Fig. 2).

Die Nasenkapsel stellt demnach ein äußerst unvollständiges Gebilde dar; eine Decke fehlt überhaupt, und auch an Boden und Seite können wir außer den kleinen Nervenlöchern drei große Fenster unterscheiden, auf die ich nochmals hinweisen möchte. Das am weitesten (*choa*) nach hinten gelegene lässt unten die Choanen eintreten; in den durch den hinteren Fortsatz der Lateralwand abgetrennten Seitentheil desselben lagert sich der Choanenschleimbeutel (SARASIN) und das hintere Ende des JACOBSON'schen Organs. Eine schmale Knorpelbrücke trennt davon ein ovales, weiter vorn in der Basis gelegenes Loch. Endlich treten durch die längliche vordere und seitliche Öffnung vorn (*nar*) die Narinen, während hinten sich der vordere Theil der Nebennase befindet.

Alle diese Knorpelgebilde sind durchaus zart und dünn, nur das Septum mit seinem Sporn zeigt sich etwas kompakter. Während wir im hinteren Theile noch vollständig ausgebildeten Knorpel antreffen, beobachten wir auch in diesem Stadium weiter vorn noch jüngere Entwicklungszustände; nur die mittleren Abschnitte, die Enden der Trabekel, erhalten in ihren Zellen bis zum vordersten Ende, Septum und Knorpelstab, den echten cartilaginösen Charakter; in den Seitenwandungen verringert sich bald die Zwischensubstanz, und von der ganzen vorderen Umgrenzung der Choanen an treffen wir auf Vorknorpel, der sich weiter rostral immer schlechter differenzirt. Auch die Flügelfortsätze erleiden dasselbe Schicksal.

b. Morphologische Bedeutung der knorpeligen Nasenkapsel.

Da die weiteren Umbildungen der Nasenkapsel zwar bedeutende Längen- und Höhenverschiebungen bedingen, jedoch wichtige Theile sich nicht mehr anlegen, da ferner Neubildung und Resorption später das Bild kompliciren, so wollen wir gleich hier die Parallele mit dem Ethmoidalgerüst der Urodelen ziehen. Den Vettern SARASIN ist es schon gelungen, das Geruchsorgan der Gymnophionen auf das der Schwanzlurche zurückzuführen, was BURKHARDT dann weiter verfolgt hat; ich glaube, in gleicher Weise lässt sich auch die scheinbar so absonderlich gebildete Nasenkapsel von Ichthyophis in Einklang bringen mit den Bildern, wie sie die Urodelen zeigen. Wenn ich dabei anfangs von den Salamandriden ausgehe, so geschieht dies nicht, weil sie unserer Gruppe am nächsten stünden, — es wird sich das Gegentheil nachweisen lassen —, sondern weil der ausgebildete Zustand hier am genauesten bekannt ist und die Entwicklung allein bei ihnen eine Schilderung erfahren hat.

Auch bei Urodelen vereinigen sich die Trabekel unterhalb des Gehirns zu einem knorpeligen Boden für dasselbe, setzen dann aber (Triton) ihren Weg wieder gesondert fort zur medianen Umwandung der Nasenräume, zwischen sich den Intermaxillarraum mit der Kieferdrüse bergend, während sich bei Ichthyophis eine unpaare Nasenscheidewand vorfindet. Bevor wir diese Differenz näher besprechen, wollen wir ein paar Worte über die Seitenwand bemerken. Unser Modell lässt sich, was diese betrifft, leicht auf das von BORN (1877) gegebene Bild einer Nasenkapsel von Triton cristatus zurückführen. Hier wie dort die vordere Kuppel, von der ausgehend zwei Knorpelspangen die äußeren Nasengänge weit umziehen, um hinten mit einander verschmelzend, die Seitenwand zu bilden. Doch scheinen sie sich bei Triton schon früher zu vereinigen, um durch eine Spange die Öffnung, welcher das JACOBSON'sche Organ mit seinem vorderen Ende anliegt, rostral zu begrenzen — eine Brücke, von der sich ein Rest auch bei unserem Amphibium als dorsal schauender Fortsatz des unteren Bandes vorfand (*proc.nar* Fig. 2). Ferner verbindet sich bei dem Molche die Seitenwand auf der Rückenfläche mit den Innentheilen, während bei unserer Blindwühle eine ventrale Kommissur die basale Öffnung in zwei Fenster scheidet. Aufmerksam machen möchte ich sodann noch auf die Gestalt des Processus antorbitalis, die auffallend an die Form desselben bei den Derotremen erinnert.

Die Haupteigenthümlichkeit der Gymnophionennase scheint das unpaare Septum zu sein. Auch bei Anuren findet sich ein solches, indess betrachtet GAUPP dasselbe als eine Bildung eigener Art, die nichts mit den Trabekeln und den inneren Nasenwandungen zu thun habe. Hier dagegen wird es zweifellos von den verschmolzenen Balken dargestellt, die erst zu einer Basalplatte zusammenwachsen, um sich weiter vorn zwischen die Nasenräume zu erheben. Gleichen Ursprungs ist offenbar das Septum aller Urodelen, wo es vorhanden ist, d. h. der Ichthyoiden. GAUPP (1893) spricht sich über dessen Werth nicht bestimmt aus, sondern sagt nur: »doch scheint mir dieselbe (knorpelige Trennung der Nasenhöhlen) bei Siredon etwas anders zu Stande zu kommen als bei Rana«.

Bei den niedrigsten Perennibranchiaten ist die Nasenscheidewand noch wenig ausgebildet, da die Nasenkapseln in primitivem Verhalten noch fast vollständig zur Seite des Gehirns lagern; in dem Maße nun, als sie sich vor dieses erstreckten, musste die mediane Scheidewand an Länge und Höhe zu-, an Breite dagegen abnehmen. Von diesem Septum ging dann seitlich vorn die mediane

Wand der Nasensäcke ab, während sich der mittlere Theil als Knorpelstab weiter fortsetzen konnte. Dieser Befund gilt in gleicher Weise für Ichthyophis wie für Siren, wie man aus der Abbildung und Beschreibung durch WIEDERSHEIM erkennen kann. Dieser Forscher schreibt (1877, pag. 512): »Zwischen die letztgenannten Knochen (Prämaxillare, Parasphenoid, Frontale, Vomer) und diejenigen der Dorsalfläche schiebt sich nun die einen massiven Knorpelzapfen repräsentirende ethmoidale Trabekellamelle ein und trennt beide Knochenlager vollkommen von einander, so dass man hier nicht von einem Zusammenstoß des Stirnbeins und der Pflugschar reden kann. Kurz, man hat hier ein vollständiges hyalines, aus dem Zusammenfluss beider Schädelbalken gebildetes Septum narium vor sich. Da sich letzteres bis nach vorn zum Alveolarfortsatz des Zwischenkiefers erstreckt, so ist Raum für eine Intermaxillardrüse auch nicht andeutungsweise vorhanden.« Dann fährt WIEDERSHEIM fort: »Eine ähnliche, aus der ethmoidalen Trabecularplatte gebildete Nasenscheidewand ist auch bei Menopoma und wahrscheinlich auch bei Cryptobranchus vorhanden, reicht hier allerdings nicht so weti nach vorn.«

Die weitgehendste Ähnlichkeit mit unserer Blindwühle scheint mir Amphiuma aufzuweisen, durch dessen Nasengegend WIEDERSHEIM in Taf. XXII eine ganze Schnittreihe abbildete. Auch hier verschmelzen die Trabekel zu einem beide Nasenräume trennenden Septum.

Die abweichenden Befunde bei den Salamandriden lassen sich nun leicht erklären durch Bildung der Kieferdrüse, die, von unten einwuchernd, das Septum narium wieder aushöhlte, die beiderseitigen Innenwände der Nasen weiter aus einander drängte und so einen Intermaxillarraum schuf. Reste des primitiven Verhaltens bestehen noch in einer Dachbildung für diesen Raum, die sich bei Larven in breiterer Ausdehnung zeigt als bei Erwachsenen, ja WIEDERSHEIM konnte bei jungen Salamandern noch eine knorpelige Ethmoidalplatte nachweisen. Auch der mediale Knorpelstab wurde durch das Einwachsen der Drüse gespalten und zieht bei Triton taeniatus in den Zwischenkiefern eingeschlossen nach vorn. Denkt man sich den ganzen Intermaxillarraum mit Knorpel ausgefüllt, so erhalten wir genau die Befunde bei niederen Urodelen, d. h. dieser Raum ist ein Produkt dieser Drüse.

Eine Kieferdrüse fehlt nun sowohl bei Perennibranchiaten und Cryptobranchiaten, als bei den Gymnophionen, so dass sich bei allen diesen der ursprüngliche Zustand einer Nasenscheidewand erhalten

konnte und musste. Dieser Umstand verknüpft die Cäcilien eng mit den Ichthyoiden; ob sie sich den Derotremen enger anschließen, wie die SARASIN vermutheten, lässt sich auf Grund unserer Untersuchungen nicht mit Sicherheit entscheiden. Jedenfalls nimmt Ichthyophis unter den Amphibien auch im Bau der Nasenkapsel keine Ausnahmestellung ein, sondern lehnt sich direkt an die niederen Urodelen an.

Indem ich die Septalbildung als primitives Verhalten auffasse und den Intermaxillarraum mir sekundär durch Einwachsen der Kieferdrüse gebildet denke, spreche ich letzteren mit WIEDERSHEIM für eine neue Erwerbung an und kann nicht mit BORN in ihm den Rest eines Internasalcavums der Selachier erblicken: Nur die höheren Urodelen besitzen diesen Raum, mit dem das Vorhandensein einer Intermaxillardrüse integrirend verbunden ist, während die niederen Formen, denen die Drüse stets mangelt, sämmtlich Nasenscheidewände aufweisen, wie auch Salamandra im Larvenstadium. — Wenn nun niedriger stehende Gattungen stets und höher entwickelte als Larven jenes Stadium aufweisen, so dürfen wir es wohl mit Recht als phyletisch älter ansprechen. Man kann sich den Gang der Entwicklung leicht vorstellen: die seitlich am Gehirn gelegenen Nasenkapseln (Selachier) rückten vor das Centralorgan, ihre Innenwände verschmolzen dabei (Ichthyoidea, Caecilia). Erst das Auftreten einer Zwischenkieferdrüse bedingte ein theilweises sekundäres Auseinanderweichen der verschmolzenen Trabekel, deren Zusammenhang sich noch in Resten als Dach und Boden erhielt (Salamandrida). Weiterhin konnten sich von Neuem Septumbildungen herstellen (Anura).

c. Stadium *I A*.

Der jüngste Embryo, dessen Trabekel im vorderen Theile schon Vorknorpelcharakter angenommen hatten, zeigt in seinem Nasenskelet noch sehr primitive Verhältnisse, indem die hinteren Abschnitte nur aus Vorknorpel bestehen, während man die rostral gelegenen Partien allein aus einem zellreicheren Gewebe, das später Vorknorpelcharakter annimmt, gebildet findet.

Im Großen und Ganzen gleicht die Nasenkapsel der des Modells, wenn die Bilder auf den ersten Blick auch ganz anders aussehen. Wir müssen uns gemäß den obigen Betrachtungen über die Lageveränderungen im vorderen Schädelabschnitt an dem Modelle nur gewissermaßen die dem Gehirn anlagernden Theile (Trabekelspangen, incl. Begrenzung des Opticusfensters) nach vorn über die dem Geruchsorgan angehörigen Partien verschoben denken, so dass etwa

die rostrale obere Trabekelspitze auf einen Schnitt mit dem Vorderende der lateralen Nasenumgrenzung oder mit der Mitte der Flügelknorpel fällt; dann ergeben sich die Bilder von selbst.

Wir finden daher am caudalen Ende das Loch für den Sehnerven noch auf demselben Schnitt, auf welchem von der ventralen Spange unter dem Auge, aber oberhalb des Nasensackes der Antorbitalfortsatz in lateraler Richtung abgeht (*proc.a.o* Fig. 13). Bald darauf findet ein Auseinanderweichen der Trabekel statt, wodurch die Öffnung für die Choanen gebildet wird. Der Processus antorbitalis muss sich nach Schluss des Foramen pro nervo optico dem oberen Vorknorpelzug anschließen (Fig. 14). Die unteren Spangen beider Seiten wachsen sich entgegen zur Bildung der Basalplatte (Fig. 15). Nach dem Zusammenschluss wird der Zellcharakter hier indifferenter. Eine dichte Kernanhäufung zieht in der Mittellinie unter dem Gehirn nach vorn, ohne sich natürlich, da letzteres direkt über ihr lagert, zum Septum erheben zu können. Doch zeigt sie sich deutlich unpaar, und dies erhält sich auch nach Abgabe seitlicher Fortsätze — der späteren Flügelknorpel — in Gestalt eines medianen, sich etwas nach unten ausziehenden Stabes (Fig. 16). Die lateralen Flügelfortsätze haben einen Anschluss an seitliche Theile der Nasenkapsel noch nicht erreicht. Für eine frühere Trennung der mittleren Partien durch einen unpaaren Internasalraum spricht hier nichts.

An den Seitenwänden sind in einer Flucht über einander die kleinen Löcher für das Gefäß und Trigeminusästchen (*V.x*), wie für den N. nasalis, der den Processus antorbitalis vom Nasengerüst abtrennt, zu bemerken. Das perirhinische Gewebe verdichtet sich sodann zur ersten Anlage einer seitlichen Nasenwandung und tritt durch zellreiche Züge einerseits mit den Basaltheilen, andererseits, weniger deutlich, mit den oberen Partien in Kontakt. Letztere wahren am besten das Aussehen des Vorknorpels und ziehen, das Gehirn seitlich und die Nase dorsal deckend, nach vorn, ohne nochmals deutliche Verbindung mit den mittleren Theilen einzugehen. Ihr vorderes Ende fällt, wie erwähnt, schon in die Gegend der Alarknorpel. Während die medianen und seitlich dorsalen Partien kontinuirlich mit den Balken zusammenhängen, entstehen die seitlichen und unteren Knorpelzüge ohne Anschluss an diese für sich aus dem perirhinischen Gewebe. Damit will ich natürlich nicht den Balken eine »generative« Bedeutung für das Nasenskelet zusprechen, sondern sehe mit Gaupp darin nur den Ausdruck einer zu verschiedenen Zeiten stattfindenden Verknorpelung des Ethmoidalgerüstes.

Ließen sich die Befunde bei dem jüngsten Embryo gut mit den am Modell gewonnenen Anschauungen in Einklang bringen, so können wir an der Hand der weiteren Schnittserien und des Modells nach Larve *L 8* die Nasenkapsel in ihrer Weiterentwicklung studiren.

d. Weitere Ausbildung der knorpeligen Nasenkapsel.

Noch beim Embryo verbindet sich, wie bemerkt, die obere vordere Spange der Seitenwand mit dem oberen Rande des Flügelknorpels zur vollständigen Umwandung der Narinen.

Wie das zweite Modell (Fig. 17) zeigt, wird die Nase bedeutend flacher und länger. Der Sporn des Septum fällt daher nicht mehr in die Augen. Von seinem oberen Ende wuchert der Knorpel noch etwas nach rückwärts, mit den unteren Theilen eine knöchern ausgefüllte Incisur bildend. Doch tritt hier sehr früh die Zerstörung des Knorpels durch Knochen auf, die schon bei dieser Larve einen Theil der Nasenscheidewand zum Schwund gebracht hat. Der allgemeinen Verlängerung entsprechend, ist auch der vorderste Knorpelstab bedeutend in die Länge gewachsen. Eben so sind die Flügelknorpel (*proc.al*) beträchtlich nach vorn gewuchert und haben nach unten, hauptsächlich aber dorsal, nach der Mitte zu an Ausdehnung gewonnen, so dass sich für den vorderen Theil der Nase ein vollständiges Dach gebildet hat. Am Abgang vom Septum findet sich noch die kleine Knorpelspange, die die Öffnung für den dünnen Schnauzenast des Trigeminus begrenzt.

Die Öffnung für den äußeren Nasengang ist außerordentlich lang geworden, hat aber dabei an Höhe stark verloren (*nar*).

Die Seitenwand hat sich gleichfalls vervollständigt und bedeckt einen größeren Theil des Riechorgans; besonders ist der Boden für die Nase breiter geworden; der Antorbitalfortsatz (*proc.a.o*) ist deutlich erkennbar. Im Übrigen haben schon stark Resorptionsprocesse gehaust. Die Verbindung der Basalplatte mit den seitlich dem Gehirn anliegenden Trabekeln (*tr*) ist völlig verknöchert, eben so ein Theil der oberen Balkenspange selbst. Zu bemerken ist noch, dass an der Stelle, wo der Processus antorbitalis sich an die Trabekel ansetzt, also an seinem caudalen Theil, der Knorpel in starke Wucherung gerathen ist; hier lagert sich später der hintere Blindsack der Nase ein (Fig. 18).

Fernerhin wuchert der Knorpel nur noch an drei Stellen:

1) am Vorderende bilden die Flügelknorpel eine Kuppel zur Aufnahme des vorderen Nasenblindsackes;

2) für den hinteren Blindsack wird an genannter Stelle ebenfalls eine knorpelige Umhüllung geschaffen (*h.bl* Fig. 19);

3) der hintere Vorsprung der Seitenwand, an der Grenze zwischen Boden und Seite in das Loch für die Choanen ragend, wächst an seinem caudalsten Theile nach innen, um sich zwischen den sog. Choanenschleimbeutel (ventral, lateral) und den Nasensack mit Jacobson'schem Organ (medial) einzulagern.

Doch beherrschen jetzt Resorptionsprocesse das Bild völlig. Der hintere Theil des Septum verknöchert in seiner ganzen Ausdehnung; die vordere Kuppel der Flügelknorpel verliert ihren Anschluss an das Mittelstück; der Boden der Nasenhöhle schwindet bis auf einen Knorpelstab, der, dem Ethmoidale anlagernd, sich am medialen Abhange des Vomerwulstes findet; eben so werden die Seitenwände reducirt.

Was sich von dem komplicirten Gerüste bei der erwachsenen Blindwühle erhält, ist demnach äußerst wenig. Wir treffen am vordersten Ende noch die den Blindsack umschließende Kuppel (*v.bl* Fig. 20), die aber seitlich durch den Eintritt des äußeren Nasenganges und bald auch innen, hier durch Knochen verdrängt, eine Kontinuitätstrennung zeigt, so dass wir weiter caudal eine Knorpelspange auf dem Boden und eine solche in der Decke der Nasenhöhle finden (*sp.d* und *sp.v* Fig. 20).

Der mediane Stab der Nasenscheidewand bleibt völlig knorpelig erhalten und zeigt noch weiter rückwärts, mit den Anfängen der Alarknorpel dorsal und streckenweise auch ventral, dieselbe Struktur (Fig. 21). Er setzt sich direkt in das knöcherne Septum des Ethmoids fort.

Von den Seitentheilen erhalten sich also nur ein oberes und unteres Stück in der ganzen Länge, beide in Verbindung mit der vorderen Kuppel stehend. Die obere Spange schließt sich dem oberen nach innen umbiegenden Fortsatze des Turbinale an und ragt mit ihm weit in den Nasenraum hinein. Weiterhin verschmälert sie sich und lagert erst zwischen Turbinale und Nasale, dann unter letzterem allein, späterhin zwischen diesem und dem Präfrontale, bis sie vom Stirnbein seitlich gedrängt wird (Fig. 22). Weiter caudal findet eine starke Verbreiterung statt; ein Fortsatz lagert sich zwischen Choanenschleimbeutel und Nebennase (*sp.d* Fig. 22). Endlich findet die Spange — das am weitesten nach hinten reichende Stück des erhaltenen Ethmoidalknorpels — ihr Ende in der seitlichen Auskleidung des hinteren Blindsackes. Der ventrale Knorpelrest lagert

Anfangs langgestreckt auf dem Prämaxillare, dann auf Vomer und Maxillare; sein Querschnitt wird im weiteren Verlaufe auch oval. Lange vor dem dorsalen Stück sein Ende erreichend, findet es sich schließlich an der medialen Seite des Vomerwulstes (*sp.v* Fig. 22).

Alle diese Theile zeigen aber doch nicht mehr den ausgesprochenen Charakter des hyalinen Knorpels; die Kapseln sind verloren gegangen und die zahlreichen Zellen liegen in einer strukturlosen festen Zwischensubstanz, die sich nur durch stärkere Tinktionsfähigkeit von dem ähnlich aussehenden, die einzelnen Knochen trennenden Bindegewebe unterscheidet.

Bevor wir die Schicksale des übrigen Primordialcranium besprechen, wenden wir uns noch zum Kieferbogen.

E. Kieferbogen.

a. Quadratum.

Der Körper des Quadratknorpels stellt eine kleine dreieckige Platte am vordersten Theile der Ohrkapsel dar, deren Flächen nach außen resp. innen schauen. Eine Kante, etwas verbreitert und konvex gerundet, sieht ventral und passt in die konkave Aushöhlung des Gelenkfortsatzes am Unterkiefer. Eine zweite trägt am caudalen Ende die Verbindung mit der Columella — dies Verhältnis ist schon früher besprochen —, steigt von da schräg nach vorn und oben, die dritte ist direkt nach vorn gerichtet.

Von der letzten Seite gehen zwei lange Fortsätze ab: der eine verläuft in der Fortsetzung der schräg aufsteigenden Kante nach der oberen Trabekelspange zu, verjüngt sich allmählich und endet frei, ohne mit der Schädelseitenwand eine Verbindung einzugehen (*proc.asc* Fig. 1, 3, 24). Der zweite verlässt den Körper in der Mitte der Vorderseite und hat seine Richtung direkt parallel der Längsachse des Schädels, daher ein wenig nach einwärts; er erreicht nicht ganz die Länge des oberen Auswuchses (*proc.pter*). Dagegen findet sich in seiner Verlängerung parallel der unteren Trabekelspange ein Knorpelstab, der sich bis in die Mitte des Opticusfensters erstreckt und seinerseits wieder in zwei Theile gespalten sein kann. Eine dichte Zellanhäufung verbindet die einzelnen Stücke mit einander und mit dem Fortsatze des Quadratum, so dass die betreffenden Elemente wohl als eines Ursprungs aufgefasst werden können. Endlich wäre noch eine schwach angedeutete Hervorragung an der schrägen Kante zu erwähnen, die sich nach dem vorderen Ende der

Ohrkapsel wendet. Die Bedeutung dieser Fortsätze ist klar: wir haben es der Reihe nach mit dem *Processus ascendens*, *pterygoideus* und dem Rest eines *Processus oticus* zu thun.

Am auffallendsten ist die weitgehende *Reduktion* des Quadratknorpels, besonders des Körpers. Während dieser bei Urodelen außerordentlich stark entwickelt ist, seine größte Ausdehnung in schräg nach vorn und innen gehender Richtung besitzt, und am äußersten Ende die Verbindung mit dem Meckel'schen Knorpel trägt, treffen wir hier die seitliche Ausdehnung fast auf Null reducirt an und das Kiefergelenk ganz nahe an die Schädelseitenwand gerückt, so dass die größte Länge des Quadratum in der Längsrichtung des Kopfes liegt.

Ferner mangelt dem Knorpel jede Verbindung mit dem Cranium, mit welchem er sonst bei Urodelen an drei Stellen verschmilzt:

1) mit dem Boden der Ohrkapsel durch den Processus palatobasalis,
2) mit dem oberen Theil derselben durch den Proc. oticus,
3) mit den Trabekeln durch den Proc. ascendens.

Von ersterem Fortsatz ist keine Spur mehr zu entdecken; eine nur schwache Erhebung der oberen Kante kennzeichnet den Ort des Proc. oticus. Dagegen findet sich ein aufsteigender Fortsatz gut entwickelt, geht aber mit den Balken keine Verbindung ein; nur ein dichterer Bindegewebszug zieht von seinem freien Ende zur oberen bereits mit einer Knochenschale umgebenen Trabekelspange. Eigenthümlich ist ferner die Diskontinuität des Flügelfortsatzes sowie seine große Länge. Dass er sich von seinem Mutterboden loslösen kann, zeigt schon Menopoma (Wiedersheim), und auch das atrophische Primordialcranium der Echsen weist nach Gaupp (1891) dasselbe Verhalten auf.

Wenden wir uns nun noch zur Besprechung des *jüngsten Embryos*. Auch hier ist der Quadratknorpel stark reducirt, seine Breitenausdehnung aber verhältnismäßig noch etwas bedeutender, als im modellirten Stadium. Das Gewebe des Körpers besteht zum Theil bereits aus Kapselzellen, allerdings ohne jede Zwischensubstanz. Im Verlaufe des Processus ascendens tritt allmählich Vorknorpel auf; auch hier vermittelt von seinem oberen Ende nur ein Bindegewebsstrang die Verbindung mit den Balken. Entsprechend dem späten Auftreten des Flügelfortsatzes bei Amphibien zeigt sich dieser äußerst kurz und unentwickelt; die Gegend, in welche sich dieser Stab später erstreckt, ist nur von zellreichem Gewebe eingenommen, dem man den Charakter des Vorknorpels nicht wohl zusprechen kann, bis weiter rostral sich ein Stab von Vorknorpelzellen deutlich differenzirt.

b. Meckel'scher Knorpel.

Der Unterkieferknorpel stellt sich als dünner, langer Stab dar, der fast gerade von hinten seitlich nach vorn und in sehr spitzem Winkel nach innen zieht, ohne sich mit dem andersseitigen zu vereinen; vielmehr verlaufen vorn die gegenseitigen Enden noch eine Strecke weit parallel neben einander. Das caudale Ende des Knorpels findet sich an der Grenze zwischen hinterem und mittleren Drittel der Ohrkapsel; das Gelenk mit dem Quadratum treffen wir allerdings nicht daselbst, sondern um $^1/_3$ der Länge des Stabes rostral verlagert. Ein großer Theil der Spange liegt demnach caudal vom Gelenk. Dieses Stück hat längsovalen Querschnitt; die dorsale Erhebung wird in der Gegend des Gelenkes noch höher. Hier zeigt sich der Knorpel an der oberen Seite sanft eingebuchtet, zur Aufnahme des Gelenkkopfes des Quadratum. Da letzteres so bedeutend verkürzt ist, lagert sich auch der Unterkieferknorpel nahe an den Schädel an. Vom vorderen Ende des Gelenks ändert der Stab seinen Querschnitt sehr schnell und wird oval, später fast rund.

I A zeigt genau dasselbe. Der Knorpel ist gut entwickelt, sein hinterer Sporn und Gelenkfortsatz eben so angelegt, nur ist das Gelenk selbst, dessen Spalte beim älteren Embryo schon auftrat, noch nicht gebildet; nur eine Schicht Bindegewebes mit reichlichen quer gestellten Kernen trennt die beiden Knorpel.

Auffallend ist der schon im jüngsten Stadium ausgebildete hintere Fortsatz, für dessen morphologische Bedeutung kein Amphibium eine Erklärung giebt. Ein kurzes Überragen des Gelenkfortsatzes nach hinten bildet Wiedersheim allerdings auch bei Siren und Menopoma ab, aber nirgends erlangt dieses Stück eine Ausdehnung, wie bei Ichthyophis.

Im Anschluss an den Kieferbogen kann ich noch einige unwichtige Bemerkungen über die

c. Kiemenbogen

einfließen lassen. Die Sarasin haben bereits richtige Abbildungen derselben von Erwachsenen und Larven gegeben. Von Einzelheiten wäre nachzutragen, dass die Copula zwischen zweitem und dritten Bogen keine Unterbrechung zeigt, worüber diese Forscher nicht ganz sicher waren; ferner tritt bei *I A* noch ein Verbindungsstück zwischen drittem und vierten Bogen auf, das schon im Embryonalleben verloren geht.

In die Augen fallend ist aber die ungeheure Entwicklung des *Kiemenkorbes* beim jüngsten Embryo (*K.B.* Fig. 23); die Bogen legen

sich ja stets am frühesten vom Cranium an, gewinnen hier aber eine Ausdehnung, die auf eine bedeutende Funktion der langen von ihnen getragenen äußeren Kiemen schließen lässt.

Rückbildung des Knorpelcranium.

Da sich in der Ethmoidalgegend Rückbildungsprocesse mit weiterer Ausbildung des Knorpelskelets eng verknüpfen, so sind sie für diese Theile bereits im Kapitel über die Nasenregion besprochen. Die übrigen Partien gehen bis auf geringe Reste völlig zu Grunde, und zwar spielen sich dabei zwei Processe ab:

1) Um die meisten Knorpeltheile werden direkt Knochenspangen abgelagert, welche das Knorpelgewebe erdrücken, so dass es atrophisch, resorbirt und durch Knochen ersetzt wird. Histologisch zeigen sich dabei die bekannten Bilder der Knorpelresorption. Bevor die umhüllende Schicht nicht eine gewisse Mächtigkeit erlangt hat, findet sich noch keine Reaktion von Seiten des eingeschnürten Gewebes. Später wird der Knorpel entweder einfach »strangulirt« oder durch einwandernde Zellen arrodirt und resorbirt. Knorpelreste erhalten sich dabei nie.

Dieser Process tritt sehr zeitig auf; schon alle Embryonen mit Ausnahme des jüngsten weisen um fast alle Knorpel Knochenschalen auf. Im Einzelnen wird dies bei der Bildung der Knochen besprochen werden, auf welche ich hier verweise.

Die betreffenden Knochen sind natürlich »primäre« oder »Autostosen« (GAUPP).

2) An einigen Stellen bleibt der Knorpel jedoch von Knochenschalen frei, erhält sich daher länger und wandelt sich erst spät zum größten Theil in Bindegewebe um. Während nämlich im ersteren Falle jegliche Spur des ursprünglichen Gewebes verloren geht, können sich hier Reste des Knorpels auch beim erwachsenen Thier erhalten. Hierher gehören folgende Theile des Primordialskelettes:

a. Das Mittelstück der Basalplatte; die seitlichen Theile erhalten Knochenschalen, das Mittelstück bleibt frei von diesen und wandelt sich schon im Larvenleben in festes Gewebe um, welches die beiden Hinterhauptskondylen ventral verbindet.

b. In der Gegend des Opticusfensters (am Zusammenstoß von Basalknochen und Ethmoidale) erhalten die beiden Trabekelspangen keine Knochenhülle und bleiben auch beim ausgewachsenen Thier knorpelig.

c. Das proximale Ende des Stapes, das sich an die Ohrkapsel anlagert, behält den spät entstandenen Knorpel auch für immer.

d. Der Processus pterygoideus quadrati lagert, so weit er nicht in den knöchernen Fortsatz des Quadratbeins einbezogen wird, mit seinen Fortsetzungen dem Flügelbein, später dem Zwischenkiefer auf, ohne sich mit ihm zu verbinden, und degenerirt schon am Ende des Larvenlebens zu festem Bindegewebe.

e. Hierher gehört ferner der MECKEL'sche Knorpel mit Ausnahme des vordersten Stücks und des hinteren Sporns, auf welche sich direkt Knochen ablagern. Lange erhält sich der übrige Knorpelstab unverändert, bis bei älteren Larven sich von vorn und hinten eine Degeneration einleitet. Doch bleiben Reste (von den Choanen bis hinten zum Zusammenstoß von Riechbein und Basalknochen) bestehen.

f. Die Gelenkflächen (Quadratum-MECKEL'scher Knorpel, Atlas-Basalknochen, Stapes-Quadratum) entbehren natürlich auch einer Knochenschale und behalten den Knorpelüberzug.

g. Endlich treffen wir diesen Process vereint mit dem erstgenannten bei der Rückbildung der Nasenkapsel in Thätigkeit. Die vorderen Seitenpartien wandeln sich mehr in Bindegewebe um, während die mittleren Theile und die Seitenwände bis zum Antorbitalfortsatz vom Knochen verdrängt werden.

Das ganze übrige Primordialcranium wird von Knochenspangen umhüllt und degenerirt völlig.

Beim ausgewachsenen Thier erhalten sich also außer in der Nasengegend und an den Gelenken nur noch im Opticusfenster, im Unterkiefer und am vorderen Ende des Operculum stapedis Knorpelreste — gewiss eine weitgehende Umformung einer Bildung, die in der Amphibienwelt sonst eine so hervorragende Rolle spielt!

Zusammenfassung.

Aus den mitgetheilten Befunden ergiebt sich, dass das Primordialcranium von Ichthyophis glutinosus sich ohne Schwierigkeit auf das der Urodelen, und zwar (Facialis!) der Ichthyoiden zurückführen lässt. Anklänge an die Verhältnisse bei den Anuren fehlen völlig, daher diese überhaupt nicht berücksichtigt wurden. Das Knorpelskelet zeichnet sich, wie schon Eingangs bemerkt, im fertigen Zustand an allen Theilen durch sehr embryonalen Charakter aus, indem sich die Knorpelbildung allein auf schmale Zellzüge beschränkt, wie sie sich bei anderen Amphibien in der ersten Anlage vorfinden. Ferner geht es mit alleiniger Ausnahme der Ethmoidalgegend bedeutendere Umwandlungen nicht ein. *Interessant war es* endlich zu verfolgen, wie bei unserem jüngsten

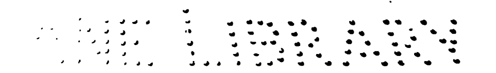
Stadium noch ein verhältnismäßig größerer Raum vom vorknorpeligen Primordialcranium eingenommen wurde, als es vom fertigen Knorpel geschieht: ein Beweis für bedeutendere Entwicklung desselben bei den Vorfahren der Cäcilien und für die selbst bis ins Embryonalstadium reichende Wirkung der Reduktion. Doch kann dies im Einzelnen nicht wiederholt werden.

Fassen wir nun noch kurz die Beschreibung des Knorpelskelets zusammen. In der Hinterhauptgegend fanden wir zwei Gelenkhöcker zur Verbindung mit dem Atlas — dieses Gelenk erkannten wir als echtes Bogengelenk — und davon ausgehend jederseits zwei schmale Spangen, die in weitem Bogen das Foramen jugulare umzogen; die ventralen schlossen sich zu einer schmalen Occipitalplatte zusammen. Die Chorda dorsalis, wie bei den Urodelen über dieser Platte gelegen, und im frühesten Stadium gut entwickelt, lagerte also weiter nach vorn frei im subcerebralen Bindegewebe; schon im Embryonalleben bildet sich aber ihr Schädeltheil völlig zurück.

Die Ohrkapsel giebt in ihren Hauptzügen die Verhältnisse wieder, wie sie die Schwanzlurche aufweisen, nur ist sie bedeutend zarter und zeigt außer den drei an der Innenfläche stets auftretenden, hier aber stark erweiterten Öffnungen für die Schnecke, den Ductus endolymphaticus und die Acusticusäste noch weitere Löcher, die keine Wichtigkeit beanspruchen und durch Knochen geschlossen werden, auch beim jüngsten Embryo noch nicht gebildet sind. Ein Tectum synoticum ist nur angedeutet. Der Verlauf des Facialis schließt sich an den der niederen Urodelen (Siredon) an; der Nerv tritt weder in Verbindung mit dem Trigeminus, noch mit dem Hörnerven. An dem langgestreckten Stapes waren Operculum und Columella gut erkennbar, dabei war es von Wichtigkeit, dass wir im frühesten Stadium das Herauswachsen dieses Knorpelstückes aus der noch z. Th. vorknorpeligen Labyrinthwand direkt beobachten konnten.

Die Orbitalregion zeigte zwei weite nur von schmalen Spangen umgebene Öffnungen für den Opticus und Trigeminus, ohne jede Spur von Deckenbildung und Balkenplatte.

Eines längeren Studiums bedurfte die Nasengegend, die sich allein im Larvenleben noch weiter ausbildet. Die ventralen Trabekelspangen vereinigen sich unter dem Gehirn und ziehen in der Mittellinie, zwischen beiden Nasen sich erhebend, als Septum nach vorn, eine Bildung, die sich in gleicher Weise bei den niederen geschwänzten Amphibien antreffen ließ, während bei den Salamandriden das Einwachsen der Kieferdrüse die mittleren Partien paarig gestaltete



und einen unpaaren Intermaxillarraum schuf. Die seitlichen Theile der Ethmoidalkapsel schließen sich an die oberen Balkenspangen an. Wir fanden die kleinen Fenster für den Nasenast des Quintus, vom Processus antorbitalis unten begrenzt, und für schwache Ästchen desselben Nerven. Die auch hier nur dünne Knorpelplatte zeigte außerdem drei große Öffnungen für die Choanen, die Narinen und eine dritte vorn in der Basis, während eine Deckenbildung überhaupt fehlte. Späterhin streckt sich die Nasengegend, und während sich eine vordere und hintere Kuppel für die entsprechenden Blindsäcke des Riechorgans sowie eine Umkleidung des Choanenschleimbeutels ausbilden, wird der Knorpel anderweitig theils durch Knochen ersetzt, theils in Bindegewebe umgewandelt, so dass sich außer den vorderen Theilen des Septum nur die beiden Kuppeln und zwischen denselben zwei schmale Spangen, theilweise den Schleimbeutel umgebend, als Reste der knorpeligen Nasenkapsel beim Erwachsenen vorfinden.

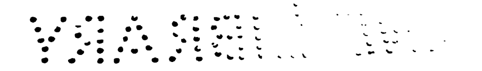
Das Quadratum fanden wir platt und ohne jede Verbindung mit dem Cranium, sein Gelenk mit dem langen MECKEL'schen Knorpel, der sich durch einen bedeutenden caudal gerichteten Fortsatz auszeichnete, ganz nahe an den Schädel gerückt.

Außer in der Nase ließen sich beim ausgewachsenen Thier Knorpelreste allein an den Gelenkenden, im Unterkiefer, dem Opticusfenster und am Vorderrande der Stapesplatte nachweisen.

Schon im Stadium *I D* waren die Knorpelpartien meist völlig von Knochenschalen eingehüllt, so dass es etwas Künstliches war, erstere allein zu beschreiben; ich glaube aber im Interesse der Klarheit für die Darstellung des Primordialcranium recht gehandelt zu haben, wenn ich von einer gleichzeitigen verwirrenden Besprechung der betreffenden Knochenstücke absah und denselben ein eigenes Kapitel widme. Doch möchte ich nochmals darauf hinweisen, dass die Knochenbildung sich nicht an den entwickelten Zustand des Knorpelskelettes anschließt, sondern dass sie bereits während der Ausbildung desselben im Gange ist.

II. Die Entwicklung des knöchernen Schädels von Ichthyophis glutinosus.

Der Bau des knöchernen Schädels unserer Blindwühle und seiner einzelnen Bestandtheile ist von WIEDERSHEIM und den SARASIN so ausführlich beschrieben worden, dass eine erneute Behandlung des Themas sich fast nur auf Wiederholungen beschränken



könnte. Einige Punkte sind aber doch noch strittig und bedürfen der entwicklungsgeschichtlichen Prüfung. Es wird sich hauptsächlich um den morphologischen Werth einzelner Schädelknochen handeln. Bei der Besprechung verfolgen wir denselben Weg wie am Primordialcranium; in der Nomenklatur werde ich mich möglichst an die von GAUPP vorgeschlagene halten.

Von hinten nach vorn vorschreitend, stoßen wir zuerst auf den

Basalknochen (SARASIN).

Schon DUGÈS nahm aus vergleichend-anatomischen Gründen an, dass dieser Knochen mehreren Schädelstücken (Occipitale laterale, Petrosum, Parabasale) der Urodelen entspräche — daher er ihn Occipito-spheno-rupéal nannte —, und vermuthete, dass er bei jungen Cäcilien dreifach sei. Recht hat er in so fern, als das Parabasale (Parasphenoid) sich getrennt anlegt und erst spät mit den übrigen Theilen verschmilzt, jedoch lassen sich die beiden anderen Bestandtheile nicht isolirt nachweisen. Der Knochen besteht also bei Embryonen aus zwei Stücken:

1) Wie erwähnt aus dem einen Deckknochen repräsentirenden Parabasale (*Pbs* Fig. 24), das sich in ganz gleicher Weise wie bei allen Schwanzlurchen anlegt, nur etwas breiter gestaltet ist, und

2) aus dem gesammten verknöcherten Primordialcranium (*Tr* Fig. 24), von den Condylen bis zur Mitte des Opticusfensters mit alleiniger Ausnahme der Hinterhaupt-Gelenkflächen, welche knorpelig bleiben, und des mittelsten Theiles der Occipitalplatte, welcher zu Bindegewebe degenerirt.

Dabei tritt fast gleichzeitig um den ganzen Knorpel die umhüllende Schale auf. Es lassen sich bestimmte Centren der Knochenbildung nicht nachweisen; wir können demnach nicht bestimmte Bezirke als zusammengehörig bezeichnen, die wir den primordialen in der Gegend unseres Basalknochens gelegenen Skelettheilen der Urodelen, dem Occipitale laterale nnd dem Petrosum an die Seite stellen dürften. Dies ist ein merkwürdiges Verhalten, da bei allen geschwänzten Amphibien jene beiden Knochen, auch wo sie zusammenstoßen, doch stets durch eine Naht getrennt bleiben.

Die erste Anlage des Basalknochens fällt bereits in ein frühes Embryonalstadium, da schon bei *I C* die ganze in Betracht kommende Knorpelgegend schmale Knochenschalen aufweist, und auch das unpaare Parabasale sich als feiner Streif unterhalb des Gehirns differenzirt. Die Verschmelzung erfolgt erst spät, indem noch die älteste Larve die einzelnen Stücke nur durch Naht verbunden zeigt.

Der Basalknochen ist also ein aus primären und sekundären Theilen verschmolzenes Skeletstück; im fertigen Zustand ist er oft genug beschrieben worden.

Auf zwei, wie mir scheint, wichtige Punkte will ich nur noch hinweisen.

Einmal lehrt nämlich gerade der Vergleich des so schwach ausgebildeten Knorpelskelettes mit dem mächtigen Basalknochen, dass wir es auch bei den sogenannten primären Knochen (Autostosen) mit Mischknochen zu thun haben, indem sich an die den Knorpel substituirenden Theile Verknöcherungen des Bindegewebes direkt anschließen: so ist z. B. das Dach für das Gehirn bindegewebigen Ursprungs. Der Unterschied zwischen diesen Partien und den wahren Deckknochen besteht nur darin, dass letztere mit Knorpeltheilen direkt gar nicht in Verbindung stehen, während erstere aus der Knochenschale des Primordialcranium herauswachsen, wie es noch komplicirter das Ethmoid zeigen wird. Es spricht dies gegen eine principielle Scheidung der beiden Verknöcherungsprocesse.

Ferner konnte ich auf Schnittserien durch Larven das Foramen pro nervo vago durch eine schmale Knochenbrücke in zwei Theile gespalten finden; den vorderen größeren benutzt der Vagus zum Durchtritt, während durch die hintere und etwas mehr ventral gelegene kleinere Öffnung ein feiner Nerv die Schädelhöhle verlässt, der einiger Beachtung werth erscheint.

Es handelt sich um ein zartes Faserbündel, das durch den hinteren Theil des Vagusloches hindurchtritt (*N.occ* Fig. 25); schon beim Embryo durch eine Schicht Bindegewebe deutlich vom zehnten Hirnnerven getrennt, wird es später in einen eigenen Knochenkanal eingebettet. Ob diese zarte Knochenspange beim ausgewachsenen Individuum schwindet, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen; an macerirten Schädeln mehrerer Gymnophionenarten fand ich nur ein einheitliches Loch. Nach dem Austritt aus dem Schädel wendet sich der Nerv etwas nach oben, ohne mit dem Vagusganglion irgend welche Verbindung einzugehen. Deutlich zeigt sich diese Trennung bei der Larve; beim erwachsenen Thier liegen beide Nerven nahe an einander, einen direkten Zusammenhang kann man aber nicht nachweisen. Bei der Präparation macht der Nerv, so weit die feinen Verhältnisse eine Darstellung ermöglichen, den Eindruck eines Vagusastes. Das Bündel theilt sich bald in zwei Äste: der stärkere dorsale (*N.occ.d* Fig. 26) schlingt sich sofort um die Ohrkapsel herum und innervirt mit seinen Zweigen die vordersten Partien des Mus-

culus dorsalis. Der schwache ventrale Ast (*N.occ.v* Fig. 26) verläuft gerade nach hinten, tritt medial vom Sympathicusganglion nach der Bauchseite und versorgt den lateralen Theil der hypaxionen Muskulatur. Dieser kleine Muskel ist in Folge seiner zarten Faserbündel leicht von dem grobfaserigen mächtigen mittleren Komplex zu unterscheiden, auch in eigener Fascienhülle gelegen. Er entspringt vom Ohrtheil des Basalknochens und endet am zweiten und dritten Wirbel, in den Dorsalis übergehend. Auf ihm liegt das langgestreckte Ganglion des Sympathicus. Der kleine Nerv verhält sich also durchaus wie ein spinaler; dies wird noch deutlicher durch die Thatsache, dass die weiter caudal gelegenen Partien beider Muskelgruppen von den entsprechenden Ästen der ersten Rückenmarksnerven versorgt werden.

Finden wir nun Homologa für diesen Nerv bei den Urodelen, und wie haben wir ihn aufzufassen? Genaue Angaben über einen ähnlich verlaufenden Nerv in der Vagusgegend bei anderen Amphibien konnte ich nicht entdecken; selbst der sorgfältige FISCHER (1843) erwähnt nichts Entsprechendes. Möglich ist jedoch, dass er bei anderen Schwanzlurchen in den zehnten Hirnnerv einbezogen ist, dass er dem Vagusast entspricht, von dem v. PLESSEN und RABINOVICZ schreiben (1891, pag. 18): »Ein zweites Ästchen aus dem Ganglion ist sehr schwach, schmiegt sich der Dorsalwand der Gehörkapsel an, ist dann mit Sicherheit nicht weiter zu verfolgen« (Salamanderlarve). Vielleicht hat auch SEWERTZOFF einen ähnlichen Nerven bei einem jungen Siredon entdeckt und in Fig. 17 abgebildet. Er bemerkt dazu (1895, pag. 249): »Aus der Region des Gehirns, welche hinter dem Occipitalbogen liegt, tritt in das Ganglion des Nervus vagus eine feine Wurzel ein, welche man wahrscheinlich mit dem Nervus accessorius homologisiren kann.« Ob WALDSCHMIDT (1887) das betreffende Bündel bei Siphonops annulatus präparirt und mit der Ziffer XII bezeichnet hat, ist unmöglich zu entscheiden, da in seiner Abbildung der Hirnnerven nie die Durchtrittsstellen angegeben sind und die schwache Faser auch als Spinalis I den Atlas durchbohrt haben kann. BURKHARDT (1891) erwähnt nichts, was für unseren Befund verwerthet werden könnte.

Ich sehe in diesem Gebilde einen der von FÜRBRINGER in seinem prachtvollen Werke über die spino-occipitalen Nerven (1897) als »occipital« bezeichneten Nerven, d. h. einen hier sehr deutlich ausgeprägten, hinter dem Vagus austretenden, frühe in das Cranium einbezogenen Spinalis, wie bei anderen Anamniern deren oft zahlreiche durch die Hinterhauptsregion den Schädel verlassen. FÜRBRINGER

selbst gelang der Nachweis eines solchen bei Amphibien nur einmal an einem jungen Exemplar von Cryptobranchus japonicus, und auch dort vermochte er den Verlauf des kleinen Bündels, das hinter dem zehnten Hirnnerv aus dem Schädel austrat, nicht weiter zu verfolgen. Bei unserem Gymnophionen hat sich der Nerv noch gut erhalten. Seinem Charakter, seiner Endverzweigung nach entspricht er vollständig einem Spinalnerven. Ich konnte ihn bei allen Embryonen, Larven und ausgewachsenen Exemplaren von Ichthyophis in dem oben geschilderten Verlauf auffinden.

Ich schließe mich daher vollkommen der Meinung FÜRBRINGER's an, der in dem Hinterhauptstheil der Amphibien »das Rudiment eines Multiplums von primären Occipitalwirbeln« sieht, während SEWERTZOFF sagt: »bei den Amphibien entspricht der ganze Occipitalabschnitt einem einzigen Segmente, dem einfachen Occipitalbogen, so dass die Amphibien in dieser Hinsicht unter allen Cranioten, mit Ausnahme der Petromyzonten, den einfachsten Zustand zeigen.« Abgesehen von dem Einwand, den schon FÜRBRINGER erhob, dass es wohl nicht angeht, einer so hochstehenden Gruppe derartige primitive Charaktere beizulegen, spricht der Befund eines hinter dem Vagus aus dem Occipitaltheil austretenden Nerven mit völlig spinalem Charakter bei Ichthyophis schlagend für die Zusammensetzung des Occipitalbogens der Amphibien aus mehreren Segmenten.

Stapes.

Der Stapes bildet sich völlig aus der primordialen Grundlage, die seine fertige Gestalt schon erkennen lässt. Die Verknöcherung beginnt auch hier bereits beim Embryo, und zwar zuerst am Operculum. Erst im späten Embryonalleben, wo proximal schon Degeneration des Knorpels auftritt, überzieht sich auch die Columella mit Knochen. Frei bleiben davon, wie oben bemerkt, das distale Ende des Säulchens und das rostrale des Deckels. Während sich an ersterem bei der Larve eine Gelenkverbindung mit dem Quadratum ausbildet — worauf schon die SARASIN aufmerksam gemacht haben — geht an der zweiten Stelle der Knorpelrest unmittelbar in das Bindegewebe über, welches das Gehörknöchelchen mit der Schädelseitenwand (ein Stück des Basalknochens, früher vorderes Ende des Foramen ovale) verbindet. Die Pars opercularis wächst noch nach oben und unten etwas in die Breite, so dass wir beim Erwachsenen eine ovale, das eirunde Fenster verschließende *Platte mit* seitlichem knöchernen Fortsatz finden.

Quadratum (WIEDERSHEIM).

(Suspensorium: SARASIN; Quadrato-jugale, Quadrato-maxillare: GAUPP.)

Das Quadratum baut sich ebenfalls auf der knorpeligen Grundlage des gleichnamigen Theiles des Primordialcraniums auf. Dazu gesellt sich die von den SARASIN als Processus jugalis bezeichnete Fläche, die bindegewebigen Ursprungs ist und von den Knochenschalen des Processus ascendens (squamosus SARASIN) und Proc. pterygoideus auswachsend die Zwischenfläche ausfüllt. Die genannten Forscher nahmen, den entwickelten Schädel untersuchend, an, dass diese Knochenfläche dem Paraquadratum entspreche; jedoch zeigt sich das Skeletstück bei der Larve nicht aus mehreren Theilen verschmolzen, und wir werden später noch ein Homologon auch für jenen Deckknochen antreffen.

Schon bei den Embryonen vom Stadium *I B* besteht eine Knochenschale um den ganzen Quadratknorpel mit Ausnahme des oberen Theils des aufsteigenden Fortsatzes; dieser bleibt an seinem Ende knorpelig bis ins Larvenleben hinein und lässt so eine frühere Verbindung mit der oberen Trabekelspange, der er zustrebt, ahnen (*proc.asc* Fig. 24). Mit Ausnahme der beiden Gelenkflächen für Unterkiefer und Stapes schwindet beim ausgewachsenen Thier in diesem Skeletstück jede Spur von Knorpel. Der bindegewebige Theil bildet sich am spätesten aus.

Unser Knochen entspricht natürlich dem kleinen, verknöcherten Plättchen, das die meisten Urodelen im Quadratknorpel aufweisen. Ich möchte ihn auch dem Quadrato-maxillare der Anuren homologisiren, einem Schädeltheil, der in gleicher Weise wie bei unserer Art sich aus einer »Autostose« und daraus auswachsender Spange von Bindegewebsknochen zusammensetzt. Die Mächtigkeit und die langgestreckte Gestalt des letzteren Theiles ist wohl nicht von Wichtigkeit für die Bedeutung des Ganzen, und GAUPP betont ja ausdrücklich (1893, pag. 101), dass die Verknöcherung des Maxillarfortsatzes bei Rana fusca vom caudalen Ende, also vom Quadratum aus beginnt. Ich glaube daher, GAUPP widersprechen zu müssen, wenn er bei den Urodelen das Vorkommen eines »Quadrato-jugale« in Abrede stellt; der gewählte Name passt allerdings nur für die Schwanzlosen, es würde dann für den Knochen, der bei allen Gruppen vorhanden ist, die alte Bezeichnung »Quadratum« wieder aufzunehmen sein.

Paraquadratum (GAUPP).

(Squamosum: WIEDERSHEIM; Jugale: SARASIN.)

Dieser platte, an der Seite des Schädels gelegene Knochen wurde von den SARASIN für einen den Amphibien sonst fremden Bestandtheil des Kopfskelets angesehen und dem Jochbein der höheren Thiere gleichgestellt. WIEDERSHEIM hielt ihn für das Homologon des »Squamosum« der Urodelen, und eben so vermuthete GAUPP in ihm sein Paraquadratum (= Squamosum WIEDERSHEIM). Die Entwicklungsgeschichte des Schädels bestätigt diese letztere Ansicht.

Der fragliche Knochen legt sich in völlig gleicher Weise an wie das Paraquadratum der Tritonen; beim Embryo sehen wir einen zarten Streifen von Bindegewebsknochen über dem Quadratum und dem vorderen Ende der Ohrkapsel angelegt, und wie stets bei Belegknochen durch eine Gewebsschicht vom unterliegenden Knorpel getrennt (*Pq* Fig. 27). Ebenso berichtet GAUPP von Triton, dass die erste Anlage auf dem Quadratum stattfinde (1894, pag. 93), »die Verknöcherung schiebt sich allerdings sehr bald auf den äußeren Ohrkapselumfang herauf«.

Die fernere Entwicklung des Knochens besteht nur in Flächenausdehnung und ist keiner weiteren Beschreibung bedürftig. Seine eigenthümliche Gestalt wird im zweiten Theil gewürdigt werden. Die von den SARASIN als wichtig hervorgehobene Verbindung mit dem Maxillare bahnt sich erst im späten Larvenleben an und dürfte als vollständig sekundär eine Bezeichnung des Knochens als Jugale wohl kaum rechtfertigen.

Wir treffen in dem Paraquadratum also keinen neuen Bestandtheil des Schädels, sondern einen typischen Kopfknochen aller Amphibien, der nur sekundär eine Form- und Lageveränderung einging.

Die übrigen Deckknochen des Schädels legen sich schon beim Embryo in bekannter Weise an. Ihre Gestalt und Lagerungsverhältnisse sind aus den prächtigen Figuren des SARASIN'schen Werkes leicht ersichtlich. In ihrer Bedeutung schließen sie sich an die gleichnamigen Knochen der Urodelen an, nur finden sich noch einige diskrete Stücke, die bei anderen Amphibien, sogar schon bei einigen Cäcilien, mit anderen Knochen verschmolzen sind. Neues habe ich darüber nicht zu berichten. Ein paar Worte noch über das Turbinale und das Ethmoid.

Turbinale (SARASIN).

(Lacrimale: BORN; Intranasale: GAUPP.)

Die SARASIN lieferten schon eine eingehende Beschreibung dieses interessanten Knochens und schrieben: »Bei den Urodelen findet er sich nicht vor; dagegen vermuthen wir, dass er dem von DUGÈS bei den Anuren als Turbinale beschriebenen, von BORN als Lacrimale gedeuteten Knöchelchen entspreche«. Letzteres ist unzweifelhaft richtig. Doch glaube ich auch sein Homologon bei den Urodelen in einem theils isolirt gebliebenen (Ranodon, Ellipsoglossa) theils mit dem Praefrontale verschmolzenen Knochen zu finden. Schon BORN (1877, pag. 63) hat diese Identität ausgesprochen und gerechtfertigt, auch die Verlagerung des betreffenden Stückes ins Innere der Nase bei Anuren durch Verschiebung der äußeren Nasenöffnung erklärt, doch scheint diese Angabe keine Beachtung gefunden zu haben. Bei allen Amphibien bildet der Knochen ein Belegstück der Nasensäcke; er geht allerdings die verschiedensten Lageveränderungen ein. So passt der von GAUPP vorgeschlagene Name »Intranasale« wohl für die Froschlurche, aber nicht für die Urodelen; ich möchte daher die Bezeichnung Turbinale oder Lacrimale beibehalten. Auch in diesem Knochen erkannten wir einen typischen Bestandtheil des Urodelenschädels.

Ethmoid.

Das Siebbein nimmt den vorderen Abschnitt des Primordialcranium vom Opticusfenster an zum größten Theil in sich auf.

Entsprechend der späten Ausbildung der knorpeligen Ethmoidalregion entsteht dieser Knochen als letzter von allen; am Ende der Embryonalzeit treten die ersten Ossificationen auf. Anfangs zeigt nur das Septum Neigung zur Verknöcherung, und diese Anlage setzt sich auf bindegewebiger Grundlage weiter nach hinten zwischen die Riechlappen des Gehirns fort. Im Anschluss an diesen mittleren Theil nimmt das Ethmoid die basale Vereinigung der unteren Trabekelspangen in sich auf. Damit in Verbindung stehen die »vorderen Schalen« (SARASIN), welche zur Aufnahme der hinteren Blindsäcke einen Antheil des betreffenden Knorpels substituiren, und Abschnitte vom Boden der Nasenkapsel, die sich in den »Conchen« wiederfinden. Nach hinten zu stoßen wir noch auf die ossificirten Balkenspangen, deren Zwischenraum knöchern ausgefüllt ist. Alle übrigen Partien des Siebbeines sind bindegewebiger Natur.

Die einzelnen Theile des komplicirten Knochens verhalten sich

bei der erwachsenen Blindwühle bezüglich ihrer Herkunft folgendermaßen:

1) das Septum ist in seinem vorderen Theil primordialen, in seinem hinteren bindegewebigen Ursprungs.

2) Die Lamina cribrosa, Gehirn und Nase scheidend, dorsal sich verbreiternd, entsteht auf bindegewebiger Basis.

3) Endlich haben die lateralen und basalen Abschnitte, Concha, vordere Schalen und seitliche Begrenzung der hinteren Schalen, letztere an ihrem oberen und unteren Rande, knorpelige Grundlage; der übrige Theil der hinteren Schalen entsteht aus Bindegewebe.

Bei allen Amphibien können die in Betracht kommenden Knorpelabschnitte ossificiren, wenn auch nie in der Ausdehnung, wie bei den Blindwühlen. So zeigen die Urodelen häufig paarige verknöcherte Partien der Trabekel, während bei Anuren sich die Knochenbildung auch auf mittlere Theile erstreckt und das unpaare »os en ceinture« CUVIER's entstehen lässt. Bei beiden Gattungen hat bereits HERTWIG (1874) die betreffenden Stücke als »Ethmoid« bezeichnet; in dem Namen liegt schon darin, dass sie die schwach entwickelten Homologa des Siebbeines der Gymnophionen darstellen.

Die Knochen des

Unterkiefers

entstehen am frühesten; schon unser jüngster Embryo zeigt am vorderen Ende der Mandibel zarte Knochenbälkchen; in späteren Stadien sind sie sämmtlich angelegt.

Dass am hinteren Ende des MECKEL'schen Knorpels sich primäre Ossifikationen vorfinden, darauf hat HERTWIG (1874, pag. 24) aufmerksam gemacht und das betreffende Stück als Articulare bezeichnet. Dieser Theil hat sich bei unserer Art nun außerordentlich entwickelt; die direkt dem Knorpel aufliegende Knochenschale erstreckt sich vom caudalen Ende bis zum Gelenkfortsatz (*Art* Fig. 8). Erst dann wird die Knorpelspange allseitig von den Deckknochen eingehüllt. Leider lässt sich eine getrennte Anlage des Articulare nicht nachweisen, da es schon beim Embryo mit dem bindegewebigen Angulare verschmolzen ist.

Eben so hat das distale vordere Ende des MECKEL'schen Knorpels eine feine Knochenlamelle dicht anliegen, die später mit dem Dentale und Spleniale verwächst. Beide »Autostosen« treffen wir bei allen *Urodelen* an.

Zusammenfassung.

Das Kopfskelet der Gymnophionen zeigt also trotz des eigenthümlichen Äußeren keine morphologisch wichtigen Unterschiede vom Urodelenschädel. Die Verschiedenheiten beruhen darauf, dass einerseits hier die Ossificationen des Primordialcraniums ungleich ausgedehnter sind und dadurch vergleichend-anatomisch anscheinend schwer erklärbare Skeletstücke bilden, andererseits darauf, dass die Belegknochen ihre Gestalt und Lage änderten und z. Th. mit primordialen verschmolzen.

So fanden wir den Basalknochen bei Embryo und Larve noch getrennt in Parabasale und Verknöcherung des Primordialknorpels bis zum Opticusfenster, in letzteren Partien dem Occipitale laterale und Petrosum der Urodelen entsprechend. Das Quadratum ist nur ein stark entwickeltes bei den Schwanzlurchen im gleichnamigen Knorpel gelegenes Knochenstück mit davon ausgehender bindegewebiger Ossifikation; letzteres Verhalten trafen wir auch bei den Anuren an. Als Homologon des Paraquadratum ergab sich der die seitliche Schläfengrube deckende, früher als Jugale bezeichnete Knochen. Ferner fanden wir das bei den Urodelen Praefrontale II, bei den Fröschen zuletzt Intranasale benannte Stück im Turbinale von Ichthyophis wieder; auch Ethmoidalverköcherungen sind allen Gruppen gemeinsam. Im Unterkiefer trat uns ein stark entwickeltes mit dem Angulare verschmolzenes Articulare, primären Ursprungs, entgegen.

Von Interesse dürfte endlich der Befund eines occipitalen Nerven gewesen sein, der hinter dem Vagus den Schädel verlassend' sich ganz wie ein Spinalnerv verhielt und eine Zusammensetzung der Occipitalregion aus mehreren Segmenten beweisen dürfte.

Blicken wir auf diesen ganzen Abschnitt zurück, so sprechen die Befunde für eine unzweifelhafte Zugehörigkeit der Gymnophionen zu den Urodelen, und zwar zu den Ichthyoiden. Von Eigenschaften, wie sie die Froschlurche charakterisiren, fand sich keine Spur, und ich glaube, wie es die letzten Untersucher alle schon gethan haben, diese Abtheilung der Amphibien zu den Schwanzlurchen stellen zu müssen. Ob Amphiuma die nächststehende Form darstellt, wie es die SARASIN vermuthen, kann erst durch die Entwicklungsgeschichte dieses Molches erwiesen werden. Die angeführten Gründe scheinen mir nicht recht zu genügen, beide Gruppen vereinigt allen anderen Urodelen gegenüberzustellen. COPE hat jenem Fischling näm-

lich ein knöchernes Ethmoid zugesprochen, wie es auch die Cäcilien besitzen und auf diese gemeinsame Eigenschaft hin beide Familien vereinigt. Nun dürfte einerseits COPE's Angabe bei Amphiuma nochmals zu prüfen sein, andererseits wäre auf das Vorhandensein eines solchen Knochens kein hoher Werth für die Systematik zu legen, da wir Homologa desselben bei allen Urodelen fanden. Was sodann die gleichen Gewohnheiten der Eiablage und Brutpflege anlangt, welche die SARASIN für ihre Ansicht ins Feld führen, so scheint es mir doch äußerst gefährlich, aus biologischen Thatsachen systematische Folgerungen zu ziehen; ich werde im letzten Abschnitt darauf hinzuweisen haben, wie wenig die Biologie der Systematik nützen kann.

So halte ich es bis zum Beibringen stichhaltiger Beweise nicht für gerathen, die Amphiumiden mit den Cäciliiden zu vereinigen und von den Derotremen zu trennen. Vorerst würde ich folgende Nebenstellung vorschlagen:

I. Ichthyoidea.
   1) Phanerobranchiata,
   2) Derotremata,
   3) Gymnophiona,
II. Salamandrida.

Zweiter Abschnitt.

Der Bau des Blindwühlenschädels in Beziehung zu seiner Funktion.

Im vorigen Abschnitt suchten wir den Bau des Blindwühlenschädels auf den Urodelentypus zurückzuführen und forschten, von morphologischen Gesichtspunkten ausgehend, nach gemeinsamen Charakteren, um einen gemeinschaftlichen Bauplan herauszufinden, wobei wir den bedeutenden Abweichungen, welche die Gymnophionen darbieten, nur in Bezug auf ihren vergleichenden Werth Interesse entgegenbrachten. In diesem Kapitel dagegen sollen diese Differenzen vom biologischen Standpunkt aus einer eingehenderen Besprechung gewürdigt werden. Es soll der Nachweis versucht werden, dass die Lebensweise der grabenden Cäcilien die Ursache abgab, welche den ursprünglichen Urodelenschädel so stark veränderte, dass es erst in neuerer Zeit gelungen ist, die Stellung unserer Blindwühlen im System der Amphibien sicher zu stellen. Dass es eben das Graben war, welches diesen Einfluss ausübte, wird uns klar, wenn wir die Schädel der in gleicher Weise unterirdisch lebenden Reptilien betrachten, die, im Bauplan natürlich ganz verschieden,

mit den Gymnophionen äußerlich viele Eigenschaften theilen, und zwar eben die Charaktere, welche das Kopfskelet der letzteren von dem der übrigen Schwanzlurche unterscheiden.

Wenden wir uns zuerst zum Kopfe unserer Blindwühlen.

I. Bau des Schädels der Gymnophionen.

Schon seine äußere Form zeigt sich ganz eigenartig. Statt eines breitgedrückten, flachen Kröten- oder Molchkopfes tritt uns ein fast drehrunder, spitzer, ohne Halsabschnitt in den wurmförmigen Rumpf sich fortsetzender Körper entgegen. Dass die platte, breite Form für das Einbohren ganz untauglich war, liegt auf der Hand. Einerseits wäre leicht eine Verbiegung des flachen dünnen Schädels eingetreten, andererseits würde bei den gewiss in Betracht kommenden Rotationsbewegungen dem Widerstande der drückenden Erde eine unnöthig große Fläche geboten werden, und das verschieden stark zusammengepresste Erdreich würde auch verschieden stark auf die einzelnen Punkte des Kopfes gedrückt haben. Der Schädel suchte daher eine Gestalt anzunehmen, bei welcher die Druckwirkung der umgebenden Erde an allen Stellen die gleiche ist. Diese Form wird durch die »Fläche des geringsten Widerstandes«[1] dargestellt, deren

[1] Die Berechnung dieser Fläche findet sich in § 5 von Rutzky's Artillerieehre (Wien 1871), dem die folgenden Zeilen entnommen sind. Dort soll die zweckmäßigste Gestalt der die Luft durchschneidenden Geschosspitze gefunden werden — offenbar ein völlig analoger Fall zu dem das Erdreich durchfurchenden Blindwühlenkopfe. Als erste Resultate werden angeführt, dass der betreffende Körper ein Rotationskörper sei, und dass seine Achse stets mit der Bewegungsrichtung übereinfalle. Die Kurve, welche in unveränderlichem Abstande um die Abscissenachse gedreht, die Fläche des kleinsten Widerstandes erzeugt, ist eine transcendente und wird durch folgende Gleichungen bestimmt — über die Rechnung ist im Originalwerk nachzulesen —:

$$y = \frac{3c\sqrt{3}}{16} \frac{(1+p^2)^2}{p^3} \text{ und}$$

$$x = \frac{3c\sqrt{3}}{16} \left[\log \frac{p}{\sqrt{3}} + \frac{4p^2+3}{4p^4} - \frac{5}{12}\right]$$

wobei y die Ordinate, x die Abscisse darstellt; p ist die Tangente des dem Punkte (x, y) entsprechenden Kurvenwinkels α und durchläuft die Werthe von 0 bis $\sqrt{3}$; c ist die kleinste Ordinate, dem Werthe $p = \sqrt{3}$ entsprechend. log bedeutet natürlicher Logarithmus. Die Kurve beginnt im Abstande $1 = c$ von der Abscissenachse mit dem Neigungswinkel 60°. Bis zu dem Winkel von ungefähr $28^1/_3$° sind die Ordinaten größer als die zugehörigen Abscissen, welche demnach schneller wachsen als die Ordinaten.

4

Eigenthümlichkeiten aus der Anmerkung zu ersehen sind. Die nächst günstige Gestalt, die der Schädel annehmen konnte, ist die des

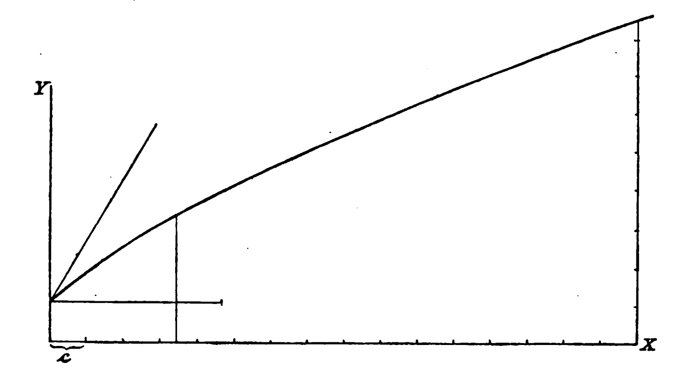
---

Die Fläche des geringsten Widerstandes ist also vorn durch eine Kreisfläche vom Halbmesser $c = 1$ geschlossen. Beifolgende Textfigur ist eine Kopie der Fig. 4 des RUTZKY'schen Werkes.

Will man den Widerstand der Luft für verschiedene Rotationskörper vergleichen, so muss man von der folgenden Formel ausgehen, welche den Gesammtwiderstand der Luft x für Rotationskörper ausdrückt:

$$x = 2\pi P \int y \frac{dy^2}{dx^2 + dy^2} dy + C$$

indem man für y, dy, dx die Werthe aus den Erzeugungskurven der betreffenden Körper einsetzt. Um die Kurven mit einander vergleichen zu können, nimmt man — aus praktischen Gründen — $y = 8{,}6382\, c_1$ und $x = 15{,}6886\, c_1$ an. Der Neigungswinkel der Kurve des geringsten Widerstandes beträgt an diesem Endpunkt $\alpha = 20^{\circ}$.



In RUTZKY's Werk finden sich nun Berechnungen für einige Rotationsflächen. Der Luftwiderstand gegen die

Widerstandsfläche ist	$x_1 = \pi c_1{}^2 P \,.\, 13{,}8814$
Halbkugel	$x_2 = \pi c_1{}^2 P \,.\, 37{,}3092$
Kegeloberfläche	$x_3 = \pi c_1{}^2 P \,.\, 17{,}3507$
Ogival	$x_4 = \pi c_1{}^2 P \,.\, 20{,}4531.$

Durch die liebenswürdige Hilfe des Herrn Professor LONDON wurde ich in den Stand gesetzt, auch die Größe für das Paraboloid zu berechnen und fand da den Widerstand

Paraboloid $x_5 = \pi c_1{}^2 P \,.\, 15{,}0024.$

Letzterer Rotationskörper setzt also dem drückenden Medium den geringsten Widerstand entgegen — mit Ausnahme der Widerstandsfläche —; ihm folgen Kegel, Ogival und endlich Halbkugel.

Eine weitere interessante Parallele bietet uns die Form der **Wurzelspitzen der Pflanzen**, denen die gleiche Aufgabe zufällt, wie dem Cäcilienschädel, sich in das relativ homogene Medium der Erde einzubohren. Es scheint meines Wissens auf diesen Faktor der Gestaltung noch nicht geachtet worden zu sein;

Paraboloids, und da ist es nun interessant, dass, wie ich durch Umrisszeichnungen festzustellen vermochte, der Kontour eines von oben gesehenen Gymnophionenkopfes fast in den Fehlergrenzen der Zeichnung einer Parabel gleicht. Eine völlig drehrunde Gestalt konnte natürlich nicht erreicht werden, da z. B. die Mundöffnung allein schon eine Unterbrechung der mathematisch genauen Regelmäßigkeit abgeben musste. Die Seitenansicht besitzt also nicht so exakt den Parabelumriss.

Wodurch wird nun diese Gestaltung des Kopfes erreicht? Offenbar einzig und allein durch Umbildung des Schädels. Obgleich

---

SACHS, bei dem sich Angaben über die Form der Wurzelspitze finden, hat dieselbe nur als Resultat innerer Wachsthumsprocesse hingestellt. Ich möchte nun vermuthen, dass auch hier die »Fläche des geringsten Widerstandes« angestrebt wird; wenigstens bezeichnen die meisten Autoren die Form der Wurzelspitzen als paraboloidisch; dies ist ja, wie eben erwähnt, eine für einen bohrenden Körper äußerst günstige Gestalt.

Der erwähnte Botaniker schreibt in seiner Abhandlung: »Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen« pag. 61: »Sehr häufig haben die medianen Längsschnitte derselben (Vegetationspunkte) parabelähnliche Umrisse, und auch die Periklinen machen den Eindruck von Parabeln. In selteneren Fällen erscheint die Wölbung des Vegetationspunktes wohl halb elliptisch oder halb kreisförmig.« Wenn die Angaben nicht bestimmter lauten, so hat es seine Ursache in dem Umstande, dass für SACHS' Zwecke die Form der Kurve nicht von Wichtigkeit war. Weiterhin bezeichnet er pag. 66 die Längsschnitte durch Wurzelenden (Fig. 11 und 12) als paraboloide Formen, und auch SCHWENDTENER (Über die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajektorischen Kurven. Monatsber. der Königl. Akad. der Wiss. Berlin 1880) sagt in seiner Erklärung zu Fig. 8: »Gewöhnliche Parabeln, welche an die Kappen der Wurzelhaube erinnern.«

Wenn sich nun dieselben mathematischen Formen auch an den Vegetationspunkten der Stengel vorfinden, so beweist doch schon das Fehlen einer Umwandlung der Wurzelspitze in eine andere Gestalt, dass die gegebene Form die zweckmäßigste ist, gleichmäßigen Druck zu ertragen. Wie wichtig übrigens diese Gestalt für die Kappe der Wurzel ist, erhellt daraus, dass die Vegetationspunkte des Wurzelkörpers oft eine andere geometrische Figur darstellen, indem (SACHS) »der Focus dem Scheitel zu nahe liegt, die Periklinen vom Scheitel aus viel stärker divergiren, als es bei parabolischer Struktur möglich wäre, z. B. bei Raphanus, Plantago, Coleus, Menyanthes;« ja die Spitze des Körpers kann in der Mitte eine leichte Einsenkung zeigen: während bei der Wurzel also der Körper aus irgend welchen Gründen eine andere Gestalt angenommen hat, behält die Haube, die allen den genannten Pflanzen zukommt, und der die Funktion des Bohrens zufällt, ihre paraboloide Form und nimmt nicht Theil an der Veränderung des Körpers.

Die botanische Litteratur wurde mir durch die Güte des Herrn Privatdocent Dr. ROSEN zugänglich gemacht, dem ich auch hier dafür bestens danke.

nämlich die Haut der Cäcilien bekanntermaßen durch Schuppenbildungen mächtig verstärkt wird, so kann doch die Kopfhaut allein dem Druck der Erde keinen genügenden Widerstand leisten, und wir müssen ein getreues Abbild der Kopfgestalt am knöchernen Schädel wiederfinden — wie es sich auch hier trifft: Haut und Unterhautbindegewebe bilden nur eine gleichmäßige Umhüllung des letzteren. Bei den Reptilien liegen die Verhältnisse, wie unten erwähnt werden wird, etwas anders.

Dies ist also der Zweck der allseitig geschlossenen festen Knochenkapsel bei den Schleichenlurchen, die eine so eigenartige Umbildung des Urodelenschädels darstellt. Bei der eingehenden Besprechung desselben werden wir hier nun gesondert auf Vervollständigung und Befestigung des Schädels zu achten haben.

Die Vervollständigung des Kopfskelettes wird durch drei Faktoren erreicht, nämlich

1) durch Verknöcherung sonst knorpelig bleibender Partien des Primordialcraniums,

2) durch Verbreiterung und Aneinanderschließen bereits vorhandener Deckknochen, wodurch die den Amphibien sonst zukommenden Lücken im Cranium überbrückt werden,

3) durch »Nivellirung« der Oberfläche, d. h. durch Beseitigung aller Vorsprünge.

Auf den ersten Punkt ist schon bei Besprechung der Knochenentwicklung im ersten Theil Rücksicht genommen worden; wir fanden, dass bei der erwachsenen Blindwühle mit Ausnahme unbedeutender Partien an Gelenkflächen, der Occipitalplattte, am Stapes und den Trabekeln nur noch in der Nase erhebliche Reste von Knorpel erhalten bleiben, während das ganze sonstige Primordialcranium durch Knochen ersetzt wird. Die Occipital-, Labyrinth- und Trabekelregionen des knorpeligen Schädels bis zum Foramen opticum gehen in den sogenannten Basalknochen über; Stapes, Quadratum verknöchern für sich vollständig, die Nasenknorpel werden zum großen Theil in das Ethmoid einbezogen, wie auch der Rest der Trabekel.

Wie stark sodann die Verbreiterung der Deckknochen von Einfluss auf die Vervollständigung der Schädelkapsel ist, lehrt schon der oberflächlichste Vergleich mit einem anderen Urodelenschädel. Das Parabasale hat sich so stark verbreitert, dass es seitlich fast die Pterygoide berührt; platte Ausläufer der Vomera legen sich über sein rostrales Ende. Auf der Dorsalseite haben sich die Scheitel-, *Stirn- und Nasen*beine in breite an einander schließende Platten

verwandelt. Besonders sind aber die äußeren Seitenflächen erhöht und vervollständigt worden in Folge der weitgehenden Umgestaltung der Paraquadrata, der anliegenden Quadratbeine und der Postfrontalia. So kommt es, dass die Orbita, sonst ein weiter, von den Stirn-, Scheitel-, Oberkiefer- und Flügelbeinen umwandeter Raum, bei Ichthyophis zu einem kleinen, im Postfrontale gelegenen Loch reducirt ist.

Sehen wir uns weiter in der Gruppe der Cäcilien um, so bemerken wir in Bezug auf die Verbreiterung der Knochen einerseits Übergänge zu den Urodelen, andererseits noch weiter gehende Veränderungen des Kopfskelettes. Chthonerpeton indistinctum weist noch eine weite Augenhöhle auf; die Anlagerung von Paraquadratum an Parietale und Frontale ist noch nicht erreicht: hier findet sich also eine große Lücke; ferner sind auch Maxillare und Palatinum noch durch geräumige Öffnungen getrennt (ein Umstand, auf den WIEDERSHEIM besonders aufmerksam gemacht hat)[1]. Dagegen bekundet Hypogeophis rostratus nach WIEDERSHEIM durch vollständige Berührung des Basalknochens mit den Flügelbeinen und durch Einengung der Choanen eine vollendetere Anpassung an die unterirdische Lebensweise, als unsere ceylonesische Blindwühle.

Für die Entstehung einer gleichmäßigen Schädeloberfläche ist in erster Linie auf das Quadratbein hinzuweisen, zunächst auf seine relative Kleinheit gegenüber dem entsprechenden gewaltigen Knorpel aller anderen Amphibien. Der ganze bedeutende Processus articularis wurde nach der Medianebene zusammengedrückt, so dass der Gelenkkopf näher an die Mittellinie des Schädels heranrückte und der starke seitliche Vorsprung wegfiel.

Wurde schon dadurch eine Gleichmäßigkeit der Seitenflächen erreicht, so erhöhte sich dieselbe noch durch eine Stellungsänderung des Quadratknorpels resp. Knochens, die sich weniger an dem kleinen Körper als vielmehr an seinen Fortsätzen und seinem Belegknochen bemerkbar machen konnte. Während nämlich das Quadratum mit seinem Belegknochen bei anderen Amphibien schräg nach vorn und außen oder rechtwinklig zur Längsachse des Craniums gestellt ist, ja bei Anuren gar schräg nach hinten, finden wir es hier vollständig in der Längsrichtung gelagert. HERTWIG hält die spitzwinkelige Stellung, die sich noch bei Perennibranchiaten findet, für das primäre Verhalten und sieht im stumpferen Abstehen des

[1] PETERS' Abbildung (1879) zeigt diese Löcher nicht.

Knorpels vom Schädel eine Weiterbildung, hervorgerufen durch starke Entwicklung der Augen und Rudimentärwerden des Visceralskelettes. Der erste Grund des stumpferen Abstehens fällt bei unseren Amphibien weg; zwar zeigt die bei Embryonen stärkere Entwicklung des Opticus, dass das Auge bei den Vorfahren der Cäcilien wohl funktionirte, doch wird dies Organ eine höhere Ausbildung als bei den Ichthyoiden nicht erreicht haben. Die Rückbildung des Kiemenkorbes ist bei den Blindwühlen allerdings sehr weit gediehen, doch wird dieser Faktor angesichts des Bestrebens, das Quadratum in die Schädellängsachse einzustellen und den seitlichen Vorsprung zu beseitigen, wohl nicht gewirkt haben, falls man ihm die von HERTWIG zugesprochene Bedeutung vindiciren will. Auch embryologisch finden wir kein Stadium, das auf ein früher vom Kopfe abstehendes Quadratbein hindeutete. Bei den Gymnophionen hat sich also schon frühzeitig die gegentheilige Richtungsänderung vollzogen, indem der Knorpel sich mit seiner Längsachse der des Schädels parallel stellte, also noch weiter nach einwärts, als es die niederen Urodelen zeigen[1].

Hand in Hand mit dieser Lagerung ging dann die Richtungsänderung des Belegknochens am Quadratum, des Paraquadratum, welches anstatt schräg nach außen zu verlaufen sich gleichfalls in die Längsachse des Schädels einstellte, stark an Breite gewann und sich so an Parietale, Frontale, Postfrontale und Maxillare anschließen konnte. Ferner hat HERTWIG auf die mit dem Quadratum sich ändernde Stellung der Flügelbeine und der Zahnbögen aufmerksam gemacht. Erstere theilen auch hier ihre Richtung mit dem Paraquadratum; die Maxillopalatina schlossen sich spitzwinkelig zusammen, so dass durch Anlagerung an den Belegknochen des Quadratbeins der nach hinten schauende und die Orbita vorn umgrenzende Vorsprung des Zahnbogens in die Ebene der Schädelwand fiel und die platte

[1] Die SARASIN glaubten ihr »Suspensorium« anlässlich des caudal gelegenen Gelenkfortsatzes mit seinem distalen Theil nach hinten anstatt nach vorn gerichtet und sahen dann natürlich die nächsten Anknüpfungspunkte bei den Fröschen; indess möchte ich nach der Vergleichung verschiedener Primordialcranien annehmen, dass die beschriebene Form des Quadratum durch seitliches Zusammengedrücktwerden hervorgerufen sei, wobei der Gelenkfortsatz an die untere Seite zu liegen kam, jedoch noch rostral von der Verbindung mit dem Stapes. Letztere findet ja am hinteren Ende des Quadratum statt; der bezügliche Fortsatz wird von den SARASIN Processus oticus genannt, ist jedoch nicht identisch mit dem eben so bezeichneten Rest eines Fortsatzes am Quadratknorpel. Ich bin also der Ansicht, dass das Quadratbein seine Richtung von hinten nach vorn nimmt — eine Lage, die sich leicht von der *der Urodelen* ableiten lässt.

Kopfgestalt sich der spitzen nähern konnte. Aus eben dem Grunde (um die Schädeloberfläche zu glätten) verkürzte sich die Columella stapedis, während das Operculum sich zu einem starken Knochenplättchen umgestaltete, das die Fenestra ovalis vollständig verschließt.

Neben diesen die äußere Form des Schädels modificirenden Eigenthümlichkeiten finden wir noch andere, welche für seine Widerstandsfähigkeit Sorge tragen.

Dass schon die weitgehende Verknöcherung selbst den anderweitig biegsamen, zum größten Theil aus Knorpel bestehenden Amphibienschädel bedeutend fester gestaltete, liegt zu Tage. Der weiche Knorpel musste in voller Ausdehnung einer festen Knochenschale Platz machen. Fernerhin beanspruchte das Erfordernis starker Ossificationen natürlich auch ein ontogenetisch frühes Auftreten derselben. Es wurde in diesem Interesse die Rolle, die das Primordialcranium spielt, immer mehr verkürzt. Dies kommt zum Ausdruck in den schon öfters erwähnten Eigenthümlichkeiten, dass einmal mit Ausnahme der Nasengegend sich kein Theil der knorpeligen Schädelgrundlage seit seiner Anlage verändert — das lockere Sparrenwerk des Vorknorpels füllt sich hier nicht mit Knorpel, wie bei anderen Amphibien, sondern wird gleich knöchern geschlossen —, und dass ferner das Primordialcranium sogar im Stadium seiner höchsten Entwicklung nur dem embryonalen Verhalten des Knorpelschädels bei den übrigen Urodelen an die Seite gestellt werden kann; für die einzelnen Regionen ist dies im ersten Abschnitt genauer ausgeführt. Dagegen fanden wir bei unserem jüngsten Stadium, das noch nicht einmal ausgebildete äußere Kiemen besaß, am rostralen Ende des Unterkiefers bereits zarte Knochenspangen; am Ende des Eilebens ist der Knorpel stark reducirt und das ganze Knochenskelet angelegt bis auf das Ethmoid.

Was die Vertheilung der Knochensubstanz am Schädel betrifft, so erkennen wir im inneren Bau einen starken Innenpfeiler, der hinten das Gehirn umschließt, vorn zwischen den Riechorganen liegt, mit seitlichen schalenförmigen Schutzplatten, die in der Hinterhaupts- und Nasengegend sowie auf der Dorsal- und Ventralseite mit jenem Pfeiler in Verbindung stehen. Während die Seitenplatten hauptsächlich dem Seitendruck Widerstand zu leisten hatten und keines hervorragend kräftigen Baues bedurften, fiel dem Innenpfeiler die stärkere Aufgabe der Übertragung der bohrenden Kraft auf die Spitze des Kopfes zu; hier müssen wir demnach die weitgehendste Befestigung antreffen.

Im Einzelnen wird diese Befestigung auf verschiedene Weise erreicht. Abgesehen davon, dass

1) die Knochen selbst an Stärke zunahmen, wird diesem Erfordernis auch genügt

2) durch Verschmelzung oder

3) durch weitreichende Übereinanderlagerung derselben; endlich

4) dürfte die Verlagerung der Mundöffnung ihr Theil dazu beitragen.

Die Verschmelzuug der einzelnen Skeletstücke musste den Schädel durch Verringerung der beweglichen Gelenke einheitlich und befähigter zum Graben gestalten. Bei den Cäcilien ist diese Umwandlung des Kopfskelets nun verschieden weit gediehen. Alle Arten besitzen einen Basalknochen, der, wie oben erwähnt, dem Parabasale, Occipitale laterale und Petrosum entspricht. Hier musste also auch die Chorda, die sich in den Wirbeln in ausgedehntestem Maße erhält, mit ihrer weichen Struktur völlig verdrängt werden. Unser frühestes Stadium zeigt dieselbe noch weit in den Schädel hineinragend, allein schon am Ende des Embryonallebens ist jede Spur der Rückensaite im Cranium geschwunden.

Der starke Innenpfeiler wird durch die Trabecularpartien des Basalknochens und des Ethmoids fortgesetzt; — vorn an der Nase begegnen wir wieder starken, bei den einzelnen Gattungen verschieden verschmolzenen Knochenkomplexen, dem Maxillo-palatinum und dem Naso-praemaxillare. Wie vorauszusetzen war, zeigten sich die intensivsten Verwachsungen an Hinterhaupt und Nase. Dass übrigens Ichthyophis in Bezug auf Verschmelzung der Knochen ein ziemlich primitives Verhalten aufweist, haben schon die Sarasin bewiesen; diese Gattung besitzt noch ein freies Pterygoid, Praemaxillare, Lacrimale und Postfrontale, während mehrere Arten diese Stücke mit anderen Skelettheilen verschmolzen zeigen.

Wo keine Verwachsung eintrat, da befestigten die einzelnen Komponenten sich doch durch weites Übereinanderlagern der Ränder. So deckt das Paraquadratum einen großen Theil des Quadratum; das Stirnbein entzieht den vorderen Theil des Scheitelbeins der Betrachtung und wird seinerseits vom Nasale überlagert; dasselbe Verhältnis tritt an den Seitenflächen und der Unterseite des Schädels auf.

Endlich gewann das Kopfskelet an Festigkeit dadurch, dass die *Mundöffnung,* die bei anderen Amphibien sich am vorderen Ende

des Kopfes befindet, bei den Blindwühlen ventralwärts wanderte und so der Nasenkapsel gestattete, sich zu einem festen Bohrorgan auszubilden.

Den Schädel der Gymnophionen fanden wir also für den Zweck des Bohrens nach drei Richtungen hin umgebildet:

1) suchte sich die äußere Gestalt der für das Bohren in weicher Erde denkbar günstigsten Form des Paraboloids zu nähern;

2) musste in Folge der weichen Haut eine möglichst weitgehende Vollständigkeit der Knochenkapsel erreicht werden, und

3) wurde besonders starke Festigkeit derselben angestrebt.

II. Bau des Schädels der Amphisbäniden und Typhlopiden.

Betrachten wir nun den Schädel der bohrend lebenden Reptilien, so sind wir überrascht, welche Ähnlichkeit derselbe mit dem der eben besprochenen Amphibien aufweist. Es kommen hier in Betracht:

1) die den Echsen zugerechneten Amphisbänen,

2) von den Ophidiern die Gruppe der Angiostomata, mit den Tortriciden als Übergangsstadium. Die Gattung Typhlops selbst zeigt so starke Abweichungen in Folge besonderer Ausbildung der Nasenkapsel, dass ihr Gesichtsschädel nicht berücksichtigt werden konnte.

Leider fehlt uns jede Kenntnis der Entwicklung dieser Reptilien, die gewiss interessante Analogien mit derjenigen der Cäcilien bringen würde, so dass nur der entwickelte Zustand studirt werden konnte. Schon das Primordialcranium der Eidechsen zeigt ja im allgemeinen Aufbau Ähnlichkeit mit dem der Apoden, wie GAUPP schreibt (1893, pag. 140): »Es bleibt das Sauriercranium gewissermaßen auf dem Zustande eines ‚vorläufigen Gerüsts' stehen; zu einer ausgedehnten Verknorpelung kommt es nicht, da bei dem Wegfall des Larvenlebens jener Zustand ausreicht, bis der definitive Schädel gebildet ist.«

Mir lagen vor Schädel einiger Amphisbänen-Arten sowie von Tortrix, die hauptsächlichsten Angaben stammen aber aus der berühmten Abhandlung JOHANNES MÜLLER'S: »Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien« (1831). Wie nahe die gleiche Lebensweise diese beiden Reptiliengattungen äußerlich gestaltet hatte, illustrirt schon der Umstand, dass MÜLLER selbst beide Gruppen unter die Schlangen verwies!

Natürlich kann nicht in allen Punkten völlige Übereinstimmung mit den Blindwühlen herrschen; so ist es interessant, wie sich der Umriss des Reptilienschädels zu dem jener Amphibien verhält. Während bei der Umgestaltung des weichen, nicht widerstandsfähigen Craniums der letzteren in eine zum Bohren geeignete Knochenkapsel wegen vollständiger Neubildung des größten Theils des Schädels die relativ günstigste, den Druckverhältnissen am ehesten genügende Form angestrebt werden musste, konnten die besser ausgerüsteten Vorfahren unserer Reptilien, die mit starken Hautschildern bewaffnet waren und ein fertig verknöchertes Kopfskelet besaßen, den schwachen Faktor des Seitendrucks des zusammengedrückten Erdreichs übersehen und den Bohrstachel geeigneter ausbilden. Oder mit anderen Worten ausgedrückt: der Schritt vom weichen Amphibiencranium zu dem knöchernen, doch immer noch zarten Schädel der Cäcilien ist eben so groß wie der vom ossificirten Schädelgerüst der Echsen zu der äußerst festen Bohrkapsel der Amphisbänen. Bei letzteren treffen wir also mehr auf eine konische Kopfform, deren scharfe Spitze bei der den Engmäulern zugehörigen Rhinophis sogar eine knöcherne Grundlage in dem weit vorspringenden Maxillare, Nasale und besonders Praemaxillare erhält. Wie aus der Anmerkung pag. 600 erhellt, ist der Kegel auch eine günstige Form für bohrende Körper.

Gehen wir bei der Besprechung der Einzelheiten in derselben Reihenfolge vor, wie im vorigen Kapitel, so begegnen wir auch hier bei beiden Gruppen einer weit gediehenen Vervollständigung der Schädelkapsel, welche allseitig geschlossen ist; alle die zahlreichen Lücken des Reptilienschädels sind durch Knochen ausgefüllt. Bei den Typhlopiden fällt dies allerdings weniger auf, als bei den Echsen, da die Schlangen auch in anderen Familien durch absteigende Fortsätze der Parietalia und Frontalia vollständige innere Seitenwände des Schädels besitzen. Wie bei den Gymnophionen findet diese Veränderung durch Verbreiterung der Knochen und durch Ausgleichung der Höhenunterschiede statt.

Vergleicht man den Schädel z. B. eines Teju mit dem einer Doppelschleiche — wo nicht anders erwähnt, beziehen sich die Befunde stets auf die Gattung Amphisbaena — so bemerken wir alle bei den übrigen Sauriern nur durch Membranen verschlossene Öffnungen knöchern ausgefüllt. An der Schädelbasis stoßen wir auf drei Lücken:

1) diejenige zwischen dem 'tief' (dorsal) gelegenen Occipitale basi-

lare + Basisphenoid einerseits, Pterygoid und Quadratum andererseits wird geschlossen durch Verbreiterung der ersten drei Knochen, durch ventrale Hebung des mittleren Theiles und Stellungsänderung des Quadratbeines, worauf wir später zurückkommen werden. Auf ganz gleiche Weise wird

2) weiter rostral die Öffnung zwischen dem Flügelbein, Gaumenbein und Parasphenoid in Folge Verbreiterung der betreffenden Knochen zum Schwinden gebracht.

3) Zwischen Pterygoid und Palatinum medial und Os transversum lateral hat sich eine Lücke gebildet, deren Verschluss durch Breitenwachsthum dieser Schädelstücke bewerkstelligt wird.

Auf andere Weise gelangen drei Gruben, die seitlich und von oben am besten zu betrachten sind, zum Verschwinden. Es sind

1) die Orbitalhöhle, begrenzt durch Frontale, Praefrontale, Lacrimale vorn, Jugale und Postfrontale hinten;

2) die vordere Schläfengrube, welche vom Parietale, Postfrontale, Paraquadratum und Squamosum umgeben wird, endlich

3) die seitliche Temporalgrube, vorn vom Jochbein, oben durch Postorbitale und Paraquadratum, hinten durchs Quadratbein eingeschlossen, nach unten bis zum Transversum und Flügelbein reichend. Diese drei Lücken fließen durch vollständiges Fehlen des Postorbital- und Schläfenbogens zusammen und liegen in Folge dessen frei an der Außenwand des Schädels. Hier mangelt also eine knöcherne Bedeckung der äußeren Seitenwand des Craniums, und das ist ein Unterschied vom Cäciliencranium, bei dem das Paraquadratum die Schläfengrube deckte. Indess war dieser Schutz bei den Echsen nicht nöthig, da die starken Hautschilder genügend fest sind, um dem Seitendruck der Erde erfolgreich Widerstand leisten zu können. Auch bedurfte das funktionslose Auge der Amphisbänen keinen Schutz von Seiten knöcherner Umwandung, wie sonst bei Reptilien. Dagegen finden wir die

4) hintere Schläfengrube, zwischen Parietale und dem Hinterhauptssegment gelegen, wieder durch Verbreiterung der Knochen und Hebung der Occipitalia — jetzt auch in dorsaler Richtung — verstrichen.

Für die Entstehung einer Gleichmäßigkeit der Schädeloberfläche wäre auch hier in erster Linie der Umbildung des Quadratum zu gedenken. Während dieses bei den übrigen Reptilien kräftig entwickelt ist und schräg nach außen und hinten schaut, ist es hier an Größe stark reducirt, und, wie HOFFMANN (1883) schreibt: »nicht

bloß nach abwärts, sondern auch in einer Weise, die bei andere- Sauriern nicht gefunden wird, vorwärts gerichtet«, so dass es beim Fehlen der seitlichen Bögen (cf. unten) keinen Vorsprung am Schädel bildet. Alles dies sind Punkte, die schon bei den Blindwühlen ben sprochen wurden. Worauf sollte eine so eigenartige Analogie als Größenreduktion und in gleicher Weise singuläre Richtungsverschiebung dieses Knochens anders zurückzuführen sein, als auf die gleiche Lebensweise!

Ferner fehlt den Amphisbänen ein Os squamosum, welchem bei den Echsen keine besondere Aufgabe zufällt. Bei den in Betracht kommenden Schlangen musste dieser Knochen, der hier sonst die Verbindung des Quadratbeines mit dem Schädel vermittelt, zu Gunsten der Gleichmäßigkeit des Schädels natürlich ebenfalls ausfallen. Von Typhlops bestätigt MÜLLER das Fehlen seines »Mastoids« und erwähnt bei Rhinophis nichts von seinem Vorkommen, während er bei der den Eurystomaten näher stehenden Tortrix von einem sehr kleinen und unbeweglichen Mastoid spricht. Das Quadratum hat übrigens bei letzterer Schlange die oben beschriebene Stellungsveränderung nicht mitgemacht, aber seine Verkleinerung ist so weit gediehen, dass das dünne Knochenschüppchen, wie es auch Rhinophis und Typhlops besitzen, keine Hervorragung am Schädel bilden konnte. Auch sonst zeigt Tortrix zwar ein Fehlen des Schläfenbogens, aber einen nicht so vollständigen Verschluss der basalen Lücken; auch ist die Nasengegend nicht so fest, wie wir sie bei den anderen Gattungen finden. Tortrix lebt eben in feuchtem Laub, eventuell dicht unter der Oberfläche der nassen Erde, so dass sie keines sehr ausgebildeten Bohrapparates bedarf.

In Verbindung mit dieser Stellungsänderung des Quadratum steht die rostrale Verschiebung des Kiefergelenks; da der Processus coronoides relativ weit nach vorn steht, wird hierdurch der eine Schenkel des einarmigen Hebels verkleinert; somit wurde eine verstärkte Wirkung des Kauapparates zur Aufnahme auch festerer Nahrung erreicht. Bei Ichthyophis wurde derselbe Zweck erzielt durch Verlängerung des hinteren Schenkels des zweiarmigen Hebelapparates; das Articulare springt, wie wir gesehen haben, weit nach hinten heraus.

Vollständige Analogien finden sich zwischen Amphisbänen- und Cäcilienschädel, wenn wir die Festigkeit betrachten. Wir treffen bei ersteren sogar auf eine noch weiter gehende Verstärkung der Knochen*kapsel*. *MÜLLER sagt* von den Amphisbänen: »Die Knochen des Ge-

sichts sind fest und unbeweglich wie bei Typhlops und Rhinophis, ein Umstand, der bei keinen anderen Schlangen vorkömmt; dies ist aber keine vollkommene Ähnlichkeit mit den Eidechsen, denn der Kopf der Eidechsen ist zwischen Hinterhaupt[1] und Scheitelbein biegsam, der Kopf der Amphisbänen ist ein festes unbewegliches Ganze.« Es fehlt den Doppelschleichen also der für Echsen so typische »Locus mobilis« (Brühl), so dass auch dadurch vollständige Festigkeit der einheitlichen Knochenkapsel garantirt wird. Auch Stannius (1854) erwähnt ausdrücklich: »der ganze Oberkieferapparat steht mit dem vordersten Schädelende in fester, unverschiebbarer Verbindung«.

Was sonst die Beseitigung der Schädelgelenke betrifft, — ein Punkt, der bei den Blindwühlen nicht in Betracht kam — so ist nochmals auf das Fehlen des bei den Schlangen mit dem Quadratum artikulirenden Squamosum oder (Tortrix) auf dessen feste Verbindung mit dem Schädel aufmerksam zu machen, ferner auf die straffe Bandvereinigung zwischen beiden Unterkieferhälften, die jenen Ophidiern zu dem Namen der Angiostomata verholfen hat.

An die Verhältnisse bei den Gymnophionen erinnert dagegen die Verschmelzung der vier das Occipitalsegment bildenden Knochen, die unwillkürlich an den »Basalknochen« der Apoden denken lässt.

Während wir nun einige Knochen sich stark verbreitern oder mit einander verschmelzen sehen, schwinden andere vollständig; den Amphisbänen fehlt eine ganze Anzahl sonst typischer Bestandtheile des Echsenschädels, und zwar nur schwache, spangenförmige Knochen. Den Grund dafür sehe ich darin, dass alle die zarten dünnen Knochenbrücken, die zwar den Muskeln genügend Ansatz boten, ohne den Schädel zu beschweren, aber für die Festigkeit desselben keinen Nutzen hatten, entweder schwanden oder sich verbreiterten, so dass sich an Stelle eines leichten Sparrengerüstes eine solide Knochenkapsel bildete, die dem Bohrgeschäft besser vorstehen konnte. Wir haben gesehen, dass mit dem Schwinden des Jugale und des Postfrontale der Postorbitalbogen fiel; der Mangel eines Postorbitale und Paraquadratum verursachte Fehlen des Jochbogens, so dass, wie oben beschrieben, Orbita und seitliche Schläfengruben zusammenflossen. Außerdem ist auch das zarte Stäbchen der Columella (Processus ascendens quadrati: Gaupp) nicht vorhanden.

Weise ich nun endlich noch hin auf die bei unseren Reptilien

---

[1] Im Original steht »Stirnbein«, wohl nur ein Druckfehler.

wie bei den Cäcilien auf die Ventralseite verschobene Mundöffnung, so glaube ich alle Faktoren, die zur Befestigung des Reptilien-Grabschädels beitragen, angeführt zu haben.

Das Resultat dieser Betrachtungen ist, dass fast jede vom Urodelentypus abweichende Eigenschaft des Blindwühlenkopfskelettes auch den Amphisbänenschädel, oft in frappant ähnlicher Weise ausgebildet, auszeichnet; daraus ergiebt sich, dass diese Abweichungen nicht etwa als altererbte Eigenthümlichkeiten, sondern dass sie als Anpassungserscheinungen aufzufassen sind. Diese Abweichungen vom Typus der nächsten Verwandten, welche mehrere weit von einander entfernt stehende Gruppen in so überraschender Weise ähnlich machen, dürften wohl geeignet sein, unsere Aufmerksamkeit auf die Wirkungsweise der Konvergenz im Allgemeinen zu richten, und wir können auf Grund dieser Betrachtungen hier einige Bemerkungen über dieselbe anschließen.

Dritter Abschnitt.

Über die Konvergenz.

Die folgenden Zeilen beanspruchen nicht, etwas Neues zu bringen; ich glaubte aber im Anschluss an das vorige Kapitel, in welchem ich Gelegenheit fand, die Wirkung der konvergenten Züchtung an einem geeigneten Beispiele bis ins Einzelne zu verfolgen, die oft beschriebenen Erscheinungen der »Konvergenz« oder »Angleichung« einmal übersichtlich zusammenstellen zu können, um sie auf ihr Entstehen und ihr Wesen zu prüfen.

Wohl jede Arbeit über descendenztheoretische Themata hat der Konvergenz mehr oder weniger ausführlich gedacht. Auch Darwin widmet einen Abschnitt seines Hauptwerkes über die Entstehung der Arten den »analogen Ähnlichkeiten« und hob ihre geringe Bedeutung für die Systematik scharf hervor, ohne auf ihre verschiedenen Arten näher einzugehen.

Wir verstehen unter konvergenter Züchtung den Vorgang, welcher morphologische oder physiologische Eigenschaften verschiedener Organismen, also sowohl Gewohnheiten wie Organe, zufolge Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen ähnlich macht, sei es nun, dass die Eigenschaften eine neue Erwerbung darstellen, sei es, dass sich nur Veränderungen an bereits vorhandenen Charakteren vollziehen. Das Resultat dieser Angleichung bilden »analoge« oder »konvergente« Eigenthümlichkeiten, denen

man ja die auf Vererbung beruhenden »homologen« gegenüberstellt. Während die letzteren für den Systematiker von höchstem Werth sind, interessiren erstere ausschließlich den Biologen und sind für die Eintheilung der Organismen in ihrer Eigenschaft als »analog« völlig nutzlos; ja sie haben in der Systematik oft genug Veranlassung zu Irrthümern gegeben, indem die Ähnlichkeiten nicht auf Anpassung, sondern auf Vererbung zurückgeführt wurden. Denn es ist oft schwierig, den Antheil jener beiden Faktoren an einem in auffallender Weise veränderten Organismus aus einander zu halten. Wir haben oben gesehen, dass noch Joh. Müller sich durch die äußere Ähnlichkeit der Amphisbänen mit den Typhlopiden verleiten ließ, beide Gruppen den Ophidiern anzureihen.

Es wurden eben nicht nur körperliche Eigenschaften in den Wirkungsbereich der angleichenden Züchtung gezogen, sondern auch Lebensgewohnheiten. Obwohl beide natürlich in steter Wechselwirkung zu einander stehen, so zeigt sich doch für dieselben der Beginn der Abänderung nicht gleich. Liegt nämlich ein Grund zur Variation vor — sei es, dass sich die Bedingungen des Aufenthaltsortes änderten, oder dass ein neuer gewählt wurde, — so wird zuerst die Lebensweise sich umgestalten, die später, falls es sich als nothwendig erweist, Umbildungen der körperlichen Eigenschaften nach sich ziehen wird. Es lässt sich ja leicht denken, dass eine für uns erkennbare Modifikation biologischer Art sich einstellt, ohne dass wir eine entsprechende körperliche Veränderung wahrzunehmen vermögen. Thier und Pflanze reagiren mit ihren Gewohnheiten leichter auf allerlei äußere Einflüsse, als mit ihrem Körper. Wir müssen daher bei der Verwerthung biologischer Charaktere für die Systematik noch vorsichtiger sein als bei der von morphologischen Eigenthümlichkeiten, und eher an gleiche Anpassung als an Vererbung denken.

Im Folgenden soll nur auf die Analogie der körperlichen Eigenschaften eingegangen werden. Da können wir drei Arten der Konvergenz unterscheiden.

Die eine Gruppe dieser Konvergenzerscheinungen ist das direkte nothwendige Resultat ähnlicher Thätigkeit, was dadurch zum Ausdruck kommt, dass die betreffenden Eigenschaften wieder durchaus nothwendig für das Leben sind. Hier ist z. B. die Wurmform aller unter der Erde bohrend lebenden Vertebraten zu nennen; eine andere Gestalt würde für eine schnelle bohrende Fortbewegung im Erdreich eben nicht passend sein. Diese Art können wir als »direkte« Konvergenz bezeichnen.

Die andere Art ist nicht so eng mit der Lebensweise verknüpft. Die ähnlichen Eigenschaften sind nicht die nothwendige Folge der gleichen Thätigkeit, sind daher auch nicht nothwendig für dieselbe, sondern nur vortheilhaft. Unter diese »indirekte« Konvergenz fällt das ganze Heer der Schutzfärbungen und -Gestaltungen, die sich ja bei fern stehenden Formen oft in frappant gleicher Weise entfaltet haben. Da diese Eigenschaften in so losem Verhältnis zur Lebensweise stehen, so finden sie sich oft bei Organismen von verschiedenen und fehlen bei solchen mit gleichen Gewohnheiten. Bewohnen nämlich verschiedene Arten Gegenden, in denen sich ähnliche Bedingungen vorfinden, so können sie sich derselben schützenden Vortheile bedienen und in dieser Hinsicht einander gleichen. Die Lebensgewohnheiten brauchen sich dabei nicht in demselben Grade zu ähneln, besitzen doch die verschiedensten Polarthiere, Eisbär, Eisfuchs, Hermelin, Schneeeule, Schneehuhn etc., die sämmtlich entweder stets oder nur im Winter die weiße Farbe des Schnees tragen, die verschiedenste Lebensweise. Es beruht diese Art der Konvergenz demnach nur auf gleichem (d. h. mit gleichen Bedingungen versehenen) Aufenthaltsort.

Wie gesagt, ist bei der indirekten Konvergenz die gemeinsame Eigenschaft nicht nothwendig zum Leben, so dass das Thier nicht auch ohne dieselbe befähigt wäre, sich zu bewegen, Nahrung zu suchen und sich fortzupflanzen; sie begünstigt all dieses nur, indem sie ein »Übersehenwerden« bewirkt, das einerseits vor Nachstellungen schützt, andererseits leichtere Annäherung an die Beute gestattet. Während nun die direkte Züchtung bei allen in gleicher Weise lebenden Thieren und Pflanzen eine Form, eben die günstigste, anstrebt, giebt es der Vortheile viele, und es wird sich die indirekte Angleichung nicht an allen Arten mit ähnlicher Lebensart äußern. Geringere Verschiedenheiten werden wir natürlich auch bei direkt konvergenten Charakteren antreffen; während aber dort stets das gemeinsame Ziel im Auge behalten wird, können sich die Bestrebungen der Anpassung hier sogar nach verschiedenen Richtungen hin geltend machen. So schützen sich von den auf der Weide in gleicher Weise lebenden Raupen eine Anzahl durch grüne Farbe (Smerinthus ocellata, Scoliopteryx Libatrix), andere sind wieder durch eigenthümliche Gestalt, die der von Zweigen (Amphidasys Betularia) oder vertrockneten Blättern (Notodonta Ziczac) gleicht, außerordentlich schwer zu entdecken; wieder andere, wie die Raupen des Mondvogels (Phalera Bucephala), die gesellschaft-

lich die Blätter der Weide abfressen, bedienen sich gar keiner derartigen Schutzmaßregeln; vielleicht sind sie ungenießbar und entgehen so den Nachstellungen. Immerhin finden sich auch in dieser Gruppe weitgehende Angleichungen; ich brauche nur auf die Sandfarbe der meisten Wüstenbewohner und die Durchsichtigkeit vieler Wasserthiere hinzuweisen.

Eine Unterabtheilung dieser indirekten Konvergenz stellt die dritte Art der zu besprechenden Erscheinungen, die Mimikry, dar. Bei dieser ist die Ähnlichkeit noch viel weniger abhängig von gleicher Lebensweise, ja die letztere kann sich als Folge der schützenden Farbenähnlichkeit herausstellen. Erstreckt sich eine derartige Anpassung an die nachgeäffte Form doch bei Schmetterlingen sogar mit auf Flugzeit und -Art, und da wird man wohl eher annehmen, dass diese Gewohnheiten sich auf Grund der Farbenabweichung änderte, als dass in der gleichen Art des Fliegens der erste Anlass zur Nachbildung lag. Hier wäre dann die Konvergenz Hauptzweck, der zu Liebe und zufolge zur Erreichung einer möglichst auffallenden Ähnlichkeit sich auch die Lebensweise änderte, während bei der direkten Angleichung die Konvergenz zufolge der gleichen Lebensweise bei den somatischen Charakteren in Wirkung trat.

Ein weiterer Unterschied zwischen der Mimikry und den vorher besprochenen Arten der Konvergenz ist der, dass bei diesen die konvergirende Züchtung nur mit gleichen Bedingungen ausgestattete Gegenden von Nöthen hat, während die Spottform natürlich den Aufenthaltsort mit der nachgeäfften Art theilen muss, was schon WALLACE als erstes Gesetz der Mimikry aufgestellt hat. Solche Arten, die in verschiedenen Gegenden mit ähnlichen Lebensbedingungen wohnen und demnach in mancher Hinsicht einander gleichen, bezeichnet man als »stellvertretende Formen«.

Man kann also sagen: die direkte Konvergenz beruht auf gleicher Lebensweise, die indirekte auf mit gleichen Bedingungen ausgestattetem Wohnort, die Mimikry auf gleichem Aufenthaltsort der betreffenden Arten.

Das Wesen der interessanten indirekten Anpassung ist oft genug besprochen worden; ich beschränke mich hier auf die Erscheinungen der direkten Konvergenz.

Ohne eine Grenze zwischen den einzelnen Kategorien ziehen zu wollen, kann man die veränderten Organe als Resultate der Konvergenz von drei Seiten einer Prüfung unterziehen, nämlich von der

physiologischen, der rein morphologischen und der verwandtschaftlichen Seite.

Eine physiologische Gleichheit ist natürlich jedes Mal vollendet vorhanden, da sie ja in der Definition des Begriffes selbst liegt. Da die Konvergenzerscheinungen ja die nothwendige Folge einer gleichen Lebensweise sind, so ist der springende Punkt stets die gleiche Funktion des gemeinsamen morphologischen Charakters. Es liegt bloß an uns, ob wir den gemeinsamen Zweck enger oder weiter fassen. Im weitesten Sinne können wir sogar den scheinbar paradoxen Satz aufstellen, dass alle Organismen, so verschieden sie auch gestaltet sind, in Bezug auf die Erhaltung im Kampf ums Dasein konvergiren; sind sie doch dafür alle gleich gut angepasst. Je enger wir nun die gemeinsame Lebensweise begrenzen, je mehr ins Einzelne die Ähnlichkeiten gehen, desto auffälliger wird sich dies auch im Organismus geltend machen. Wir kommen so zu dem zweiten Gesichtspunkt, der morphologischen Ähnlichkeit. Passt sich die Schnecke, das Wirbelthier dem Luftleben an, so werden sie in gleicher Weise Luftathmungsorgane sich aneignen. Diese werden aber zufolge der differenten Bauart dieser Thiere sich an verschiedenen Orten entwickeln, indem sich entweder bereits vorhandene Organe in gleicher Weise umgestalten oder indem sie völlig neu entstehen. Diese Luftathmungsorgane werden dann, obgleich in Funktion und Bau ähnlich, dennoch in verwandtschaftlicher Beziehung nichts mit einander zu schaffen haben.

Gewöhnlich pflegt man Organe, welche dieselbe Funktion haben, als »analoge« zu bezeichnen und beschränkt den Ausdruck »konvergent« auf die Fälle, in denen auch eine äußere Ähnlichkeit sich geltend macht. Es existirt jedoch, wie wir sahen, keine Grenze zwischen den beiden Arten; die zweite Form ist nur die specialisirtere der ersteren. Ist es ja auch dem Belieben jedes Einzelnen überlassen, wo er die »äußere Ähnlichkeit« beginnen lassen will, so dass bei dieser Eintheilung ein vermeidbares subjektives Moment in die Betrachtungen eingedrängt wird. Nehmen wir z. B. als Funktion die »Fähigkeit, sich unter der Erde zu bewegen« an, so können wir als physiologisch entsprechende Organe den Kopf der Blindwühlen und die Grabpfoten des Maulwurfs bezeichnen; specialisiren wir die Thätigkeit auf »Graben« und »Bohren«, so sind die genannten Theile nicht mehr konvergent, wohl aber die Grabfüße von Maulwurf und Maulwurfsgrille einerseits und der Kopf der Cäcilien und der Doppelschleichen andererseits.

Dies Beispiel illustrirt auch den dritten Punkt, dass sich nämlich die Erscheinungen der Angleichung auch an homologen Organen, welche durch Differenzirung verschiedene Form gewonnen haben, geltend machen und dieselben so auffallend ähnlich gestalten können, dass die Gleichheit auf Vererbung zu beruhen scheint. Während die Grabfüße von Maulwurf und Werre nur analoge Gebilde darstellen, — die Extremitäten der Wirbelthiere und der Insekten sind genetisch völlig differente Gebilde, — ist die konvergente Züchtung bei den Gymnophionen und Amphisbänen am gleichen Theil, am Schädel, in Wirkung getreten.

Vier Faktoren sind es nun, die das Eintreten und die feinere Ausgestaltung der Konvergenz beeinflussen, nämlich

1) die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen, denen die Organismen unterworfen sind,

2) die Stellung der betreffenden Arten im System,

3) die Differenz zwischen der alten und neuen Lebensweise, und

4) der zeitliche Eintritt der konvergirenden Züchtung.

Während der erste Punkt auf das Eintreten der Angleichung überhaupt von Einfluss ist, beziehen sich die übrigen drei nur auf die morphologische bezw. verwandtschaftliche Seite derselben.

Dass die Bedingungen zum Leben nicht überall in gleicher Reichhaltigkeit geboten werden, liegt auf der Hand. Im tropischen Urwald herrscht tausendfache Mannigfaltigkeit gegenüber den dürren Wüstengegenden oder dem eisigen Polarlande. Je geringer nun die Verschiedenheit der Bedingungen, desto besser kann die konvergente Züchtung ihre Wirkung entfalten. Welche Fülle von verschiedenartigem Leben erfüllt die Tropenwälder! Nach allen Richtungen hin bietet die Natur den Organismen die Bedingungen zum Leben, reichliche Nahrung in Hülle und Fülle. Daher konnten Pflanze und Thier wohl gedeihen und sich in Anpassung an die verschiedenartigsten Verhältnisse in zahlreiche Arten spalten und zahlreiche Individuen hervorbringen. Dieser Reichthum an Einzelwesen brachte es nun aber mit sich, dass der Kampf auch innerhalb der Arten entbrannte, da sich die einzelnen Thiere die Nahrung streitig machten oder zufolge Überproduktion eines Geschlechts um die Weibchen kämpfen mussten. Der erstere Faktor wirkte wieder auf Specialisirung der Lebensweise nach allerlei Richtungen, durch den zweiten wurde Gelegenheit geboten, all den Reiz der sekundären Geschlechtscharaktere zu entfalten, der das Auge des Beschauers an der tropischen Vogel-

welt so entzückt. Kurz, die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen hatte eine hervorragende Differenzirung zur Folge.

Wie anders stellt sich das Bild dar in einer öden, »einförmigen« Gegend! Die Thiere, welche ihre ganze Kraft aufwenden mussten, um ausreichende Nahrung zu erlangen, konnten im schweren Kampf mit der Natur sich den Luxus von Schmuckfarben und Zierrathen nicht gestatten. Hier hatte die Zuchtwahl einzig darauf hinzuwirken, ihre Objekte den harten Bedingungen gegenüber möglichst geeignet zu gestalten. Da dies in Folge der geringen Mannigfaltigkeit nur nach einer oder wenigen Richtungen hin stattfinden konnte, so fiel ein wesentlicher Faktor der Artbildung weg; desshalb treffen wir in solchen Gegenden eine relativ bedeutende Armuth an Species. Schon der Norden im Allgemeinen steht bekanntermaßen darin hinter dem Süden zurück. Sodann trat die Gewöhnung an gleiche Lebensweise auch an bereits differenzirte Formen heran und suchte dieselben einander ähnlich zu machen, so dass die Einförmigkeit der Fauna sich nicht nur in Armuth an Arten, sondern auch noch in Ähnlichkeit derselben zeigt.

Am auffallendsten illustriren dies wohl die »succulenten« Pflanzen, die in trocknen Gegenden besonders darauf bedacht sein müssen, in Stengel oder Blatt sich einen Wasservorrath zu halten. Diese gemeinsame Tendenz hat zwei weit entfernte Familien, die der Kakteen und Euphorbiaceen einander so ähnlich gestaltet, dass man bei manchen Arten, falls sie nicht in Blüthe stehen, am Aussehen nicht entscheiden kann, welcher Gruppe sie angehören.

Was für die Gegenden im Allgemeinen gilt, hat natürlich dieselbe Berechtigung auch für den speciellen Aufenthaltsort. Auf der Erde, in den Bäumen sind der Möglichkeiten viele, Nahrung zu finden. Schwieriger ist dies schon für Thiere, die sich in die Luft erheben, da sie sämmtlich der Flugorgane und meist noch anderer damit in Verbindung stehender Einrichtungen (Flugsäcke der Vögel und Insekten) bedürfen, oder bei Wasserthieren, die Flossen nöthig haben. Am eintönigsten sind die Bedingungen für Organismen, die in der Erde leben, da sie entweder mit Grab- oder mit Bohrorganen ausgerüstet sein müssen, und wir haben gesehen, wie ähnlich dieser gemeinsame Zweck die Cäcilien und Amphisbänen gestaltet hatte. Für das Eintreten der Konvergenz ist also der Mangel an Vielseitigkeit der Lebensbedingungen von großer Wichtigkeit.

Von den Punkten, welche für die feinere, ins Einzelne gehende gleiche Gestaltung der analogen Organe von Werth sind, steht das

verwandtschaftliche Verhältnis der betreffenden Arten oben an. Je näher nämlich die Arten einander im System stehen, desto weniger haben die Organe sich verändert, desto leichter wird es der konvergirenden Züchtung sein, ihren Angriffspunkt bei beiden Species gleich zu legen. Allerdings können auch weit entfernte Gruppen äußerlich frappant ähnlich werden, und da scheint der erste Faktor, die Reichhaltigkeit der Lebensbedingungen, allein von Wichtigkeit zu sein; jedoch müssen, je entfernter die Arten verwandt sind, desto verschiedenere Mittel angewandt werden, um denselben Zweck zu erreichen, und wenn auch die Anpassung an gleiche Lebensweise für sich schon genügt, um im großen Ganzen die Ähnlichkeit herzustellen, so wird eine nahe Verwandtschaft im Stande sein, diese Ähnlichkeit im Einzelnen durchzuführen. Mit anderen Worten: je weiter zwei Formen im natürlichen System aus einander stehen, d. h. je längere Zeit die divergirende Züchtung an ihnen gearbeitet hat, an desto differenteren Organen wird das konvergirende Princip angreifen. So haben wir im zweiten Abschnitt gesehen, dass bei den Cäcilien der Schädel allein der wirksame Theil beim Bohren st, während bei den Reptilien die Hautschilder den Seitendruck der Erde aushalten und den Knochen des Kopfes nur die direkte Aufgabe des Bohrens zufällt. Auch die Amphisbänen und Typhlopiden sind in Bezug auf ihren Bohrschädel konvergent; da ihre gemeinsamen Vorfahren aber kräftige Hautschilder besaßen, so brauchte bei beiden auf seitliche Bedeckung des Schädels durch Knochen nicht Rücksicht genommen zu werden, so dass dem Schädel nur ein Theil der Aufgabe zufiel, den das Kopfskelet der Blindwühlen allein zu lösen hatte. Bei diesen beiden einander nahestehenden Gruppen ist also die Ähnlichkeit im Einzelnen weiter ausgebildet, als zwischen ihnen einerseits und den bohrend lebenden Amphibien andererseits.

Genau betrachtet ist dieser Satz nicht völlig richtig und müsste eigentlich folgendermaßen präcisirt werden: je länger die divergirende Züchtung an den bei der Konvergenz in Betracht kommenden Körpertheilen gearbeitet hat, an um so verschiedenen Punkten wird die Angleichung angreifen. Dies fällt ja fast immer mit Obigem zusammen; es lässt sich jedoch theoretisch der Fall konstruiren, dass in einer Familie A das betreffende Organ keinen großen Veränderungen unterworfen war, während es sich in einer anderen Gruppe B sehr verschieden ausbildete. Passen sich diese Gruppen nun gleicher Lebensweise an, so können zwei Arten der ersten Gruppe, die weit aus ein-

ander stehen, im Einzelnen auffallendere Ahnlichkeiten zeigen, als zwei nahestehende Formen der Familie B, wo das Organ sehr verschiedene Angriffspunkte für die Züchtung bot. Dass an einem solchen »in Arbeit« befindlichen Theil selbst innerhalb einer kleinen Gruppe ein einzig dastehender Zweck auf verschiedene Weise erreicht werden kann, hat mir einmal das Beispiel zweier Gymnophionen gezeigt (cf. Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. IX, 3. Zur Anatomie von Scolecomorphus Kirkii). Bei diesen ist natürlich der Schädel den weitgehendsten Veränderungen unterworfen. Nun zeigen mehrere Arten derselben die Augen von Knochen bedeckt, und dies Verhalten, für das sich in der Wirbelthierreihe kein analoger Fall findet, ist bei zwei Gattungen auf ganz verschiedene Weise zu Stande gekommen, indem bei Scolecomorphus die Orbita vom Präfrontale seitlich überdacht wurde, so dass das Auge durch den weiten Raum zwischen Präfrontale und Maxillare in den Schädel gelangte, während bei Gymnophis, nach der PETERS'schen Figur (1879) zu schließen, eine mitten im Knochen (Paraquadratum) gelegene Augenhöhle sich auf ein kleines Loch reducirte (wie es sich noch bei Caecilia gracilis vorfindet) und endlich sich ganz schloss.

Fernerhin haben wir als wichtig das Verhältnis der neuen erstrebten Lebensweise zur alten betont. Ist der Schritt sehr groß, so werden bedeutende Umgestaltungen von Nöthen, und das Resultat wird zwar sehr auffallend werden, jedoch sich mehr auf allgemeine Punkte erstrecken. Entfernen sich dagegen die neuen Gewohnheiten wenig von den bisher gepflogenen, so können sich auch feinere Details verändern; es wird dann der Effekt nicht so sehr in die Augen springen, dagegen müssen sich bei eingehenderen Untersuchungen viele interessante gemeinsame Einzelheiten im Bau ergeben. Dieser Vortheil trifft die feinere gleichgerichtete Ähnlichkeit; da jedoch kleine Veränderungen leichter wieder verloren gehen als große Umgestaltungen, so werden letztere sich länger halten können und so eine größere Rolle zu spielen berufen sein.

Endlich kann man annehmen, dass ein gleichzeitiger Beginn der konvergirenden Züchtung die feinere Ausbildung der Ähnlichkeiten bei den einzelnen Arten sehr begünstigt. Die Anfangszeiten der Gewöhnung an die gleiche Lebensweise können natürlich weit aus einander liegen. Dann wird bei der Gruppe, die sich zuerst den veränderten Bedingungen anpasste, die umgestaltete oder neue Eigenschaft bereits wieder Objekt der divergirenden Züchtung

geworden sein können, und sie kann durch Anpassung an verschiedene Nuancen der neuen Lebensart bereits mehr oder weniger ausgeprägte Modifikationen erlitten haben. Nimmt nun eine fremde Form dieselben Gewohnheiten an, so wird sie, zumal wenn diese Lebensart erheblich von den bisherigen abwich, fürs Erste sich dem Grundtypus des neuen morphologischen Charakters zu nähern suchen, ohne die Feinheiten des Baues, die sich bei der ersten Familie verschieden gebildet haben, nachzuahmen. Auch hier wird die Ähnlichkeit demnach mehr eine allgemeine sein. Dasselbe tritt ein, wenn sich eine Form von der Lebensweise ihrer Verwandten emancipirt hat und sich derselben wieder konvergent nähert. Auch in diesem Falle wird die Hauptgruppe sich stark divergent verändert haben und die abgezweigte Gattung nur die Grundform der neuen Eigenschaft zu erlangen suchen, ohne einer bestimmten Art gleichen zu wollen. Dass z. B. die Landvertebraten von Wasserbewohnern ihren Ursprung nahmen, wird für sicher angenommen. Passen sich die Säuger nun wieder dem reinen Wasserleben an, so streben sie erst danach, überhaupt die Fischgestalt zu erlangen, ohne mit einzelnen Arten übereinstimmen zu wollen. Die Ähnlichkeit zwischen Fischen und Walthieren beschränkt sich daher nur auf grobe Formverhältnisse.

Anders wird das Resultat, wenn mehrere Gruppen entfernt stehender Klassen relativ gleichzeitig eine beiden Theilen fremde Lebensweise annehmen; sie werden, wenn auch von verschiedenen Gesichtspunkten aus, doch gemeinsam auf ein gleiches Ziel zusteuern. Dabei werden sie sich beide erst dem Grundtypus der passendsten Form zu nähern suchen, und bei keinem wird die entstehende Modifikation bereits wieder der divergirenden Züchtung unterworfen worden sein. Hier können wir daher erwarten, die analogen Organe auch im feineren Bau ähnlich gebildet anzutreffen. Auch kann sich dabei die Gelegenheit bieten, den Process der angleichenden Züchtung an verschiedenen Arten der beiden Gruppen direkt in seiner Thätigkeit zu beobachten.

Je nachdem mehrere der angeführten Umstände zusammenwirken oder nicht in Betracht kommen, wird das Resultat der konvergirenden Züchtung ein mehr oder weniger augenfälliges werden. Bei den drei Familien, welche im zweiten Abschnitt als Beispiel auf ihre gemeinsamen Charaktere hin untersucht wurden, vereinigten sich verschiedene der Faktoren zur Herstellung der frappanten Ähnlichkeit. Die Thiere lebten in der Erde, wo die Bedingungen sehr einförmig sind; die divergirende Züchtung hatte an dem durch Kon-

vergenz veränderten Schädel noch keine beträchtlichen Differenzen geschaffen; die allen Arten fernstehende unterirdische Lebensweise brachte eingreifende Umbildungen hervor; endlich standen sich verwandtschaftlich Typhlopiden und Amphisbäniden näher, daher sie unter einander im Einzelnen größere Ähnlichkeiten aufwiesen als mit den Gymnophionen.

Die Wirkung der Konvergenz kann sich, wie auf das ausgebildete Thier, so auch auf die Entwicklungsstadien desselben erstrecken, und zwar entweder auf einzelne Phasen unabhängig von einander, so dass z. B. die Larven analoge Ähnlichkeiten aufweisen, die den Erwachsenen fehlen — hierfür bieten die Insektenlarven viele Beweise —, oder die das entwickelte Individuum verändernde Tendenz erstreckt ihre Wirkung mit auf das Larvenleben. Darauf ist die in mancher Beziehung ähnliche Gestaltung des Cäcilienprimordialcranium mit dem der Saurier zurückzuführen; beide Familien hatten starke Verknöcherungen des Schädels nöthig, die sich daher zeitig anlegen mussten. Bei beiden fiel in Folge dessen die Bedeutung des Knorpelskelettes fort, das sich nun nur in reducirtem Maßstabe anlegte und ein lockeres Sparrengerüst darstellt.

Das weitere Schicksal der konvergenten Organe ist schon mehrmals berührt worden. Das Wirken der angleichenden Züchtung wird aufhören, sobald der beabsichtigte Zweck erreicht worden ist, also sobald beide Arten die gemeinsam erstrebte Funktion gleich gut vollführen können. Das ist schon möglich, wie wir sahen, ohne dass alle Theile im Einzelnen gleich gestaltet worden sind; so wird die Doppelschleiche mit den festen Hautschildern und dem unvollständigen Kopfskelet eben so gut sich unter der Erde bewegen können, wie die Blindwühle mit der nicht widerstandsfähigen Haut, aber der lückenlosen Schädelkapsel. Nicht jedes Organ wird zur absoluten Gleichheit verändert, sondern das Resultat der Veränderungen an den einzelnen Theilen muss gleich sein.

Fernerhin ist das der neuen, gleichen Lebensweise angepasste Organ denselben Bedingungen unterworfen wie jedes andere, d. h. mit Änderung der Gewohnheiten wird es sich ebenfalls umgestalten müssen. Dies kann bei beiden Gruppen in gleicher Richtung geschehen, so dass eine Parallelentwicklung statt hat, oder auch divergent. Dabei braucht der früher gemeinsam erstrebte Zweck nicht aus dem Auge verloren zu werden; in jeder Gruppe können sich die Arten verschiedenen Einzelheiten der neuen Lebensweise anpassen, so dass das der konvergirenden Züchtung früher unterworfene Organ nach

verschiedenen Seiten umgemodelt wird. Bei diesen Arten wird sich die Grundform des Organs vererben, und die gemeinsame Eigenschaft beruht dann bei den Nachkommen auf Vererbung. Wir kommen so zu der Erkenntnis, und besonders SEMPER hat dies in seinem Buche über »Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere« hervorgehoben, dass Charaktere innerhalb kleiner Gruppen sich als homolog erweisen, in weiter entfernt stehenden Klassen aber als analog zu betrachten sind. So sind z. B. die Flügel der Falter und Käfer homologe Gebilde, die sie von den gemeinsamen Vorfahren erbten, die Flugwerkzeuge der Insekten und Vögel aber analoge Organe. Die Begriffe analog und homolog sind daher nur relativen Werthes; analog sind Organe in Bezug auf gleiche Funktion auf Grund der Anpassung; — homologe Organe entsprechen einander zufolge gleicher Abstammung auf Grund der Vererbung. Dies sind ja die beiden Faktoren, die die Organismenwelt in ihrer Mannigfaltigkeit geschaffen haben, die Anpassung, sei es an gleiche oder verschiedene Verhältnisse, und die Vererbung.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

G. BORN, Über die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. II. 1877.

C. B. BRÜHL, Zootomie aller Thierklassen. Atlas. Wien 1880.

R. BURKHARDT, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LII. 1891.

A. DUJÈS, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Mémoires prés. à l'Acad. royale des Sciences. Tome VI. Paris 1835.

J. G. FISCHER, Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Berolin. 1843.

—— Anatomische Abhandlungen über Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.

M. FÜRBRINGER, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Festschrift für GEGENBAUR. III. Leipzig 1897.

E. GAUPP, Zur Kenntnis des Primordialcraniums der Amphibien und Reptilien. Verhandlungen der anat. Gesellschaft zu München. 1891.

—— Primordialcranium und Kieferbogen von Rana fusca. Morphologische Arbeiten von SCHWALBE. II, 2. 1893.

—— Über die Jochbogenbildungen am Schädel der Wirbelthiere. Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft. Breslau 1894 a.

—— Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbelthierschädel. Morphologische Arbeiten von SCHWALBE. IV, 1. Jena 1894 b.

P. GERVAIS, Ostéologie des plusieurs espèces d'Amphisbènes. Ann. d. Sciences. Tome XX. Paris.

R. HERTWIG, Über das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelettes der Mundhöhle. Archiv für mikr. Anatomie. X, 1. Suppl. 1874.

C. K. HOFFMANN, BRONN's Klassen des Thierreichs. Amphibien und Reptilien. Leipzig und Heidelberg 1873—1883.

C. v. KUPFFER, Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse von MERCKEL und BONNET. V. 1895.

J. MÜLLER, Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien. Zeitschrift für Physiologie von TIEDEMANN und TREVIRANUS. IV. 1831.

W. K. PARKER, On the Structure and Development of the Skull in the Urodelous Amphibia. Philos. Trans. of the Royal Society. London 1877.

K. PETER, Die Wirbelsänle der Gymnophionen. Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. IX, 1. 1894.

—— Über die Bedeutung des Atlas der Amphibien. Anatomischer Anzeiger. X, 18. 1895.

W. PETERS, Über die Eintheilung der Cäcilien. Monatsberichte der Berliner Akademie. 1879.

v. PLESSEN und RABINOVICZ, Die Kopfnerven von Salamandra maculata in vorgerücktem Embryonalstadium. München 1891.

C. B. REICHERT, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.

P. und F. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. II. Wiesbaden 1890.

A. SEWERTZOFF, Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten etc. Bull. de la Societé des natural. de Moscou. 1895.

STANNIUS, Zootomie der Amphibien. Berlin 1854.

P. STÖHR, Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschrift für wiss. Zoologie. XXXIII. 1879.

—— Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels. Zeitschrift für wiss. Zoologie. XXXVI. 1881.

S. WALDSCHMIDT, Zur Anatomie des Nervensystems der Gymnophionen. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. 1887.

R. WIEDERSHEIM, Das Kopfskelet der Urodelen. Morph. Jahrbuch. III. 1877.

—— Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

»Die zu dieser Arbeit gehörenden **Tafeln** *XIX—XXI nebst Erklärung befinden sich im Morphologischen Jahrbuch XXV. Bd. 4. Heft.«*

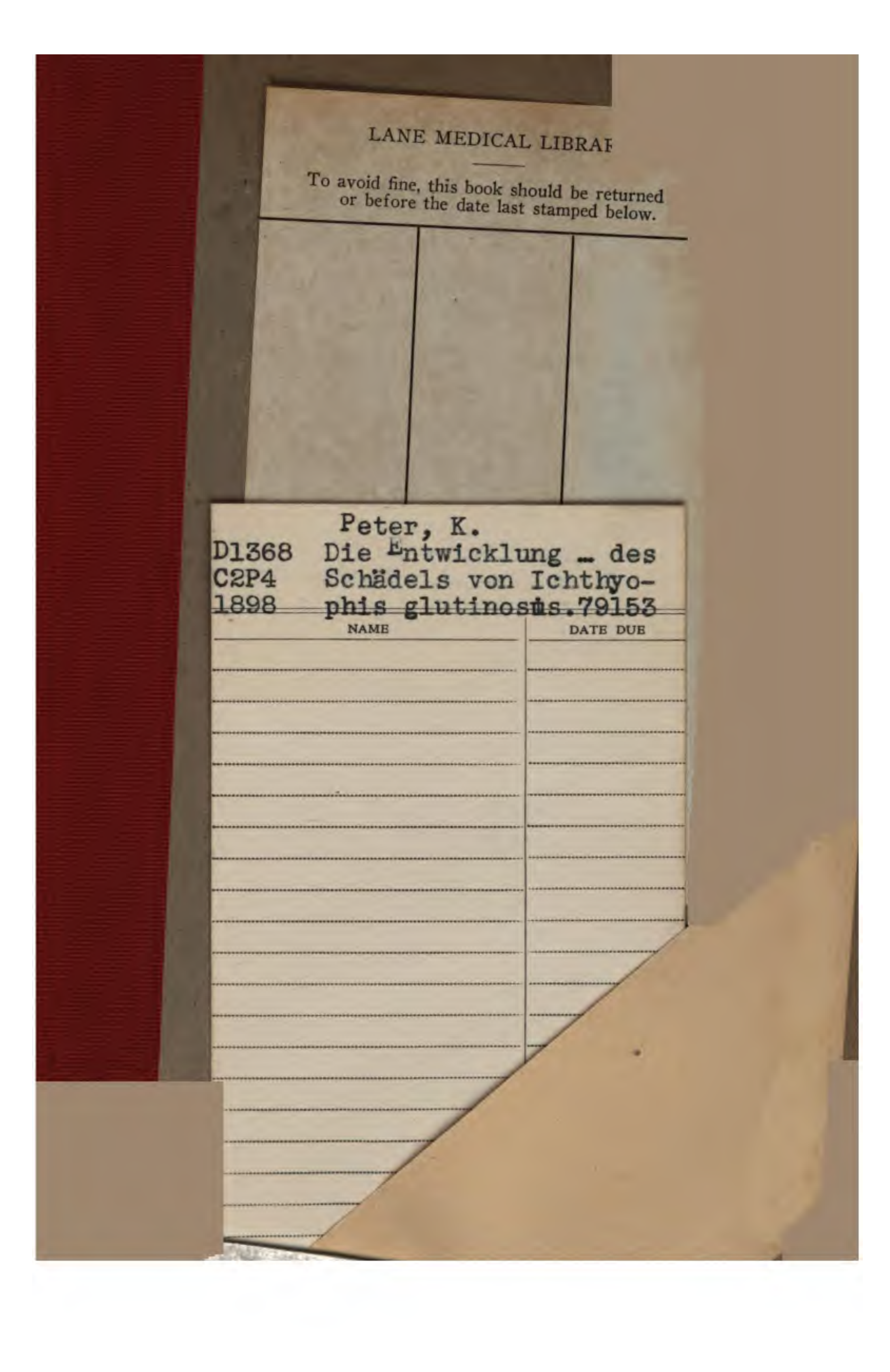
Inhaltsübersicht.

Thesen:

1. AUERBACH's Chromatophilie der Kernsubstanzen beruht nicht auf einem sexuellen Gegensatz.

2. Der erste Wirbel ist in der Vertebratenreihe kein homologes Gebilde.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


LANE MEDICAL LIBRAR
To avoid fine, this book should be returned
or before the date last stamped below.
Peter, K.
D1368 Die Entwicklung ... des
C2P4 Schädels von Ichthyo-
1898 phis glutinosus. 79153
NAME
DATE DUE